Fundamentos de limnología neotropical

—2.ª edición—

Gabriel Roldán Pérez
John Jairo Ramírez Restrepo

Editorial
Universidad de Antioquia

Universidad Católica de Oriente Antioquia

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Gabriel Roldán Pérez
John Jairo Ramírez Restrepo

Fundamentos de limnología neotropical

—2.ª edición—

Fundamentos de limnología neotropical

—2.ª edición—

Gabriel Roldán Pérez
John Jairo Ramírez Restrepo

Roldán Pérez, Gabriel
Fundamentos de limnología neotropical / Gabriel Alfonso Roldán Pérez, John Jairo Ramírez Restrepo. -- 2a. ed. -- Medellín : Editorial Universidad de Antioquia, 2008.
xx, 442 p. : il. ; 24 cm. -- (Colección Ciencia y Tecnología)
Incluye bibliografía e índice.
ISBN 978-958-714-144-3
1. Limnología 2. Biología de agua dulce 3. Ecología de agua dulce 4. Ecología acuática I. Ramírez Restrepo, John Jairo II. Tít.
III. Serie.
551.48 cd 21 ed.
A1165622

CEP-Banco de la República-Biblioteca Luis Ángel Arango

Editorial Universidad de Antioquia

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Colección

Julio Carrizosa Valenzuela, N.° 15, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales —Accefyn—
Ciencia y Tecnología, Editorial Universidad de Antioquia

Colección *Ciencia y Tecnología*
© Gabriel Alfonso Roldán Pérez, John Jairo Ramírez Restrepo
© Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales —Accefyn—
© Universidad Católica de Oriente —UCO—
© Editorial Universidad de Antioquia
ISBN: 978-958-714-144-3

Primera edición: agosto de 1992
Segunda edición: agosto de 2008
Diseño de cubierta: Luisa Fernanda Bernal Bernal, Imprenta Universidad de Antioquia
Fotografía de cubierta: Carlos Mauricio Gallego Castaño
Fotografías interiores: Gabriel Alfonso Roldán Pérez
Ilustración: las figuras 2.19 y 6.8 fueron elaboradas por Luisa Fernanda Álvarez Arango.
Las figuras 2.1 a 2.7, 4.15, 4.18, 4.19, 5.3 a 5.9, 5.16, 5.17, 6.12, 17.2, 17.7, 17.8 y 18.7 fueron adaptadas de varias fuentes por Luisa Fernanda Álvarez Arango.
Las figuras 2.8 a 2.18, 2.20, 2,21, 3.1 a 3.6, 4.1, 4.11 a 4.13, 4.20 a 4.27, 5.14, 6.3 a 6.7, 6.10, 7.2 a 7.6, 7.7 a 7.20, 8.1 a 8.24, 9.1 a 9.13, 10.1 a 10.5, 11.1 a 11.8, 12.1, 13.1 a 13.3, 14.1, 14.2, 14.4 a 14.14, 15.3, 16.1, 17.1, 17.6, 18.1 a 18.5, 18.8 a 18.11, 19.3 a 19.7, 19.9, 20.1 y 21.1, fueron adaptadas de varias fuentes por Marta Ligia Ospina Suárez.
Diagramación: Luz Elena Ochoa Vélez
Corrección de texto: Edgar Arley Cárdenas Mesa
Indización: Juan Fernando Saldarriaga Restrepo
Coordinación editorial: Gonzalo Montoya Velásquez
Impresión y terminación: Imprenta Universidad de Antioquia

Impreso y hecho en Colombia / Printed and made in Colombia
Prohibida la reproducción total o parcial, por cualquier medio o con cualquier propósito, sin la autorización escrita de los coeditores.

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera 28A N.° 39A-63
Teléfono: (571) 244 31 86. Telefax: (571) 268 32 90
Correo electrónico: accefyn@accefyn.org.co
Página web: www.accefyn.org.co
Apartado 44763. Bogotá, Colombia

Universidad Católica de Oriente
Cra. 46 No. 40B-50
Tel: 5313991, 5316666 Ext. 232
Página web: www.uco.edu.co
A.A. Rionegro: 008. A.A. Medellín: 050956
Rionegro, Antioquia - Colombia

Editorial Universidad de Antioquia
Teléfono: (574) 219 50 10. Telefax: (574) 219 50 12
Correo electrónico: mercadeo@editorial udea.com
Página web: www.editorialudea.com
Apartado 1226. Medellín, Colombia

El contenido de la obra corresponde al derecho de expresión de los autores y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad de Antioquia ni desata su responsabilidad frente a terceros. Los autores asumen la responsabilidad por los derechos de autor y conexos contenidos en la obra, así como por la eventual información sensible publicada en ella.

MINISTERIO DE EDUCACIÓN NACIONAL
REPÚBLICA DE COLOMBIA

Esta publicación se ha financiado mediante transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

El Ministerio de Educación Nacional no es responsable de las opiniones aquí expresadas

Contenido

Agradecimientos ..... **xv**

Prólogo ..... **xvii**

Presentación ..... **xix**

Sección I El ambiente acuático **1**

1 Reseña histórica de la limnología **3**
Definición de limnología 3
Albores de la limnología 4
Establecimiento de la limnología como ciencia 4
Desarrollo de la limnología en Europa 4
Desarrollo de la limnología en Norteamérica 7
Desarrollo de la limnología en el neotrópico 8
Desarrollo de la limnología en Brasil 8
Desarrollo de la limnología en otros países neotropicales 10
Desarrollo de la limnología en Colombia 12

2 El ecosistema acuático **15**
El agua 15
Propiedades físicas del agua 15
La molécula del agua 17
Estructura y funcionamiento del ecosistema acuático 19
Balance del agua en la naturaleza 19
El ciclo hidrológico 19
Balance del aguaen el ámbito mundial 21
Zonación en un lago 23
Interfase aire-agua 23
La región "costera" o riparia 23

La región litoral 23
Fuentes de detritos en la zona litoral 24
La región limnética o pelágica 26
La región profunda o bental 28
Evolución estructuraldel ecosistema y circulación de la materia 30
Factores abióticos 30
Penetración de la luz solar 30
Gases disueltos en el agua 31
Sólidos disueltos en el agua 33
Factores bióticos 34
Metabolismo del ecosistema acuático 36
Etapas del metabolismo acuático 37
Dinámica de las poblaciones y comunidades acuáticas 38

3 Los humedales 40
Función de los humedales 42
Tipos de humedales 44

4 Los lagos 49
Origen de los lagos 50
Lagos de origen tectónico 50
Lagos de origen volcánico 52
Lagos formados por deslizamiento del terreno 52
Lagos de origen glaciar 53
Lagos formados por disolución del sustrato 56
Lagos formados por acumulación de materia orgánica 56
Lagos formados por actividad animal 57
Represas: lagos creados por el hombre 57
Lagos de origen meteorítico 57
Lagos formados por acción del viento 58
Lagos formados por actividad en la línea costera 59
Lagos originados por acción de los ríos 61
Charcas 66
Forma y tamaño de los lagos 67
Parámetros morfológicos y morfométricos importantes 68
Dimensiones superficiales 69
Dimensiones subsuperficiales 71

5 Los ríos 77
Origen de los ríos 78
Características de las cuencas de drenaje 79
Morfología y tipología de los cauces 79
Patrones de drenaje 80
Naturaleza del lecho de los ríos 81
Dinámica fluvial 83

Tipos de flujo 83
La velocidad 84
La descarga o caudal 84
El transporte de materiales 85
Patrones de cauces de las corrientes 85
Algunos parámetros en los cauces de los ríos 87
Cambios sucesionales a lo largo de los ríos 88
El río Amazonas: un caso excepcional en el neotrópico 92
Limnología del Amazonas 94
Fauna del Amazonas 96

6 Los estuarios 97
Origen de los estuarios 97
Clases de estuarios 98
Modificaciones morfológicas en los estuarios 99
Estratificación salina y circulación en los estuarios 101
Productividad en los estuarios 104
Biota estuarina 105
Factores que afectan la productividad y estabilidad en los estuarios 107

7 Los embalses 111
Registro mundial de embalses 114
Partes de un embalse con central hidroeléctrica 116
Zonas de un embalse 118
Los embalses en Colombia 119
Consideraciones básicas sobre embalses 120
Factores limnológicos en los embalses 125
Efecto de los pulsos en los embalses 129
Hidrología e hidráulica de los embalses 130
Problemas de sedimentación en los embalses 131
Interacción entre el embalse y la atmósfera 132
Estratificación en los embalses 133
Fisicoquímica de los embalses 135
Productividad en los embalses 137
Eutrofización en los embalses 139

Sección IIFísica y química del agua 141

8 La energía radiante, la luz y el ecosistema acuático 143
La radiación solar 143
Distribución de la radiación solar 146
Color y turbiedad en los lagos 154
Efecto del calor en el agua 157
Estratificación térmica en lagos de zonas templadas 166

Estratificación térmica en lagos de regiones tropicales 168
Clases de lagos según su estratificación térmica 173

9 Gases disueltos en el agua: el oxígeno disuelto 180
Oxígeno disuelto 180
Balance de oxígeno 181
Difusión de oxígeno del aire al agua 184
Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto ($\%O_2$) 185
Concentración de oxígeno en lagos tropicales 186
Variación diaria de oxígeno 186
Perfiles de oxígeno en un lago 187
Oxígeno en lagos de zonas templadas 188
Déficits de oxígeno 189
Demanda bioquímica de oxígeno 190
Demanda química de oxígeno 194
Demanda bentónica de oxígeno 195

10 Gases disueltos en el agua: el sistema carbono inorgánico disuelto, pH y alcalinidad 198
Medición de las formas del CID 201
El pH 204
Valores de pH en aguas neotropicales 206
Sistema *buffer* 207
Alcalinidad 208
Determinación de la alcalinidad 209

11 Carbono orgánico 212
COP-detrítico 212
Carbono orgánico disuelto 215
Importancia del COD 216
Principales formas del COD 216

12 Principales iones en las aguas naturales 223
Iones en el agua 223
Sólidos totales disueltos y conductividad eléctrica 224
La conductividad eléctrica en aguas neotropicales 226
Orígenes y comportamiento de los iones en los ecosistemas acuáticos 227
Los carbonatos 228
El calcio y el magnesio 229
El concepto de dureza 230
Causas de la dureza 232
Métodos de determinación de la dureza 233
Los sulfatos 234
Ciclo del azufre en el agua 234
Los cloruros 236

El sodio y el potasio 236
El hierro 237
El sílice 238
Otros iones en el agua 238

13 Nutrientes de los ecosistemas acuáticos: el fósforo y el nitrógeno 240
El nitrógeno 240
Características químicas del nitrógeno 241
Ciclo del nitrógeno 241
Fijación del nitrógeno en los ecosistemas acuáticos 243
Fijación de nitrógeno por bacterias 244
Fijación del nitrógeno por algas verdeazules 244
Asimilación del nitrógeno 244
Procesos de amonificación, nitrificación y desnitrificación 245
Presencia de amoniaco, nitratos y nitritos en los ecosistemas acuáticos neotropicales 247
Clasificación de los lagos con base en la concentración de los compuestos nitrogenados 248
Determinación de las formas de nitrógeno en el agua 248
El fósforo 249
Formas químicas del fósforo 249
Ciclo del fósforo 250
Absorción de los fosfatos por las macrofitas y el fitoplancton 252
El fósforo en los sedimentos 253
Precipitación del fósforo 253
Liberación del fósforo 254
Clasificación de los lagos con base en la concentración de fósforo 254
Determinación del fósforo en el agua 254

Sección III Producción y ensambles *(assemblages)* 255

14 El ensamble fitoplanctónico 257
Reino procariota 261
División Cianoprocariota 261
Reino eucariota 263
División Chlorophyta 263
División Chrysophyta 265
División Euglenophyta 266
División Pyrrophyta 266
División Cryptophyta 266
El fitoplancton como indicador 266
Determinación de biomasa y producción 268
Método del oxígeno 268
Método del ^{14}C 271
Determinación de biomasa 274

Morfología funcional y estrategias adaptativas del fitoplancton 278
Sucesión en el fitoplancton 286

15 El ensamble perifítico 289
El perifiton como componente de los ecosistemas acuáticos 291
Factores que controlan el desarrollo del perifiton 291
Métodos de estudio del perifiton 295
Sustratos naturales 295
Sustratos artificiales 296
Fijación, identificación y conteo del perifiton 297
Importancia del perifiton en la productividad de los embalses 299
El perifiton como indicador de la calidad del agua 299

16 El ensamble zooplanctónico 301
Aspectos ecológicos del zooplancton 301
Estudios sobre zooplancton en el neotrópico 302
Principales grupos taxonómicos de zooplancton 302
Protozoos 302
Rotíferos 304
Cladóceros 304
Copépodos 305
Papel ecológico del zooplancton 306

17 Plantas acuáticas 308
Principales grupos de plantas acuáticas 308
Clasificación de las plantas acuáticas de acuerdo con el hábitat 309
Plantas flotantes 309
Plantas sumergidas 311
Plantas emergentes 313
Adaptaciones de las plantas al medio acuático 315
Metabolismo del dióxido de carbono y del oxígeno 318
Metabolismo de los nutrientes 318
La luz, la temperatura y la presión como factores limitantes 318
Productividad primaria y biomasa 319
Productividad de las macrofitas en regiones tropicales 319
Descomposición de la biomasa y reciclaje de nutrientes 320
Fauna asociada a las raíces de las plantas acuáticas 320
Control del crecimiento de las plantas acuáticas 321

18 El ensamble de los macroinvertebrados acuáticos 324
El hábitat acuático 324
Tipos de hábitats acuáticos 325
Paso de la vida acuática a la terrestre 326
Adaptaciones para respiración en agua 328
Regulación osmótica 329

Adaptaciones alimenticias 331
Biogeografía y ecología de los insectos acuáticos neotropicales 331
Principales grupos de macroinvertebrados acuáticos 332
Filo Porifera 332
Filo Coelenterata 332
Filo Platyhelminthes 333
Filo Nematomorpha 333
Filo Mollusca 333
Filo Annelida 334
Filo Arthropoda 334
Producción de la fauna bentónica 337
Papel de la comunidad bentónica en la dinámica de los nutrientes ... 338
Métodos de recolección y estudio de macroinvertebrados acuáticos .. 338
Los macroinvertebrados acuáticos y su uso como bioindicadores de la calidad del agua 339
Bases de la bioindicación 340
El método BMWP/Col 341
Mapas de calidad de agua 343

Sección IV Uso y manejo de los ecosistemas acuáticos 347

19 La contaminación del agua 349
Historia de la contaminación 350
Fuentes de contaminación acuática 350
Tipos de contaminantes y actividades que los generan 350
Efectos de la contaminación acuática 354
Aspectos químicos y bioquímicos 354
Aspectos biológicos 356
Uso de algunos índices en el estudio de comunidades acuáticas 360
El enfoque de la diversidad 360
El enfoque biótico 360
El enfoque saprobio 361
Sistemas de tratamiento y depuración de aguas 363
Tratamiento biológico 363
Otros tipos de tratamiento 364

20 Microbiología acuática 370
Requerimientos fisicoquímicos para el desarrollo de los microorganismos 370
La temperatura 370
El pH 371
El oxígeno 371
Medio ambiente microbiano 372
Microorganismos presentes en el agua 373
Ecología microbiana 373

Bacterias púrpura sulfurosas 374
Bacterias oxidantes del azufre 374
Bacterias reductoras de sulfato 374
Reducción y oxidación bacteriana del hierro 375
Reducción del manganeso 376
Métodos de análisis bacteriológicos 376
Método de fermentación en tubos múltiples 377
Técnica de membrana filtrante (APHA, AWWA & WPCF 1995) 378
Técnica de membrana defiltración para coliformes totales y fecales (termotolerantes) 379
Determinación de coliformes totales y fecales por la técnica de sustrato definido 379
Calidad bacteriológica del agua para diferentes usos 380
Calidad bacterial del agua en Brasil 380
Microbiología aplicada al diagnóstico y tratamiento de aguas 381
Diagnóstico de la calidad del agua 381
Determinación de colifagos en muestras de agua 382
Los microorganismos en el tratamiento de aguas residuales 383
Aspectos microbiológicos 383
Métodos de tratamiento aerobio 384
Métodos de tratamiento anaerobio 384
Procedimiento para tomar muestras para análisis bacteriológicos ... 385

21 Limnología aplicada a la acuicultura 387
Bases limnológicas de la acuicultura 387
Perspectivas de la acuicultura en el neotrópico 391
Peces promisorios para acuicultura en Colombia 391
Cultivo de especies de estuario 395

Obras citadas 399

Índice analítico 421

Agradecimientos

Queremos expresar nuestros más sinceros agradecimientos a la Universidad Católica de Oriente y a la Universidad de Antioquia por el estímulo permanente como docentes, por medio de publicaciones para que continuemos mejorando los procesos académicos y científicos con nuestros estudiantes.

A la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales —Accefyn— por su apoyo económico en la edición de esta obra. A Marta Ligia Ospina Suárez por su colaboración con el diseño de las figuras y a Luisa Fernanda Álvarez Arango por su ayuda en la edición final de los textos.

A nuestras esposas e hijos por su paciencia y apoyo moral al sacrificar tantos cientos de horas de vida familiar para que esta obra saliera al público.

Prólogo

Cuando en 1992 fue editado por primera vez este texto, se presentaba como una publicación de cuyo tema aún poco se conocía en Colombia. Doce años después, muchas cosas han cambiado y vemos con satisfacción lo mucho que se ha avanzado en casi todas las áreas del saber de esta ciencia. Son decenas de trabajos los que se pueden contar, provenientes de las más variadas regiones de Colombia. Temas como la limnología fisicoquímica de ríos, lagos y embalses se han visto considerablemente enriquecidos, y han contribuido a un mejor entendimiento de los ecosistemas acuáticos colombianos. Puede decirse lo mismo de la flora y fauna acuáticas, y del fito y zooplancton; si bien todavía falta mucho por conocer en varios grupos, también es cierto que se ha profundizado más en el conocimiento de muchos de ellos.

En esta nueva edición podrá verse esta diferencia, al observar modificaciones en capítulos como los ríos, los embalses, los lagos, la radiación solar, fisicoquímica del agua, los macroinvertebrados acuáticos, el fitoplancton, entre otros. El resto de los capítulos han sufrido modificaciones menores debido en parte, a la deficiente información actual de estos temas en nuestro medio o porque se consideró que la existente aún tenía vigencia.

La expresión "limnología neotropical" que aparece en el título puede seguir pareciendo un poco ambicioso, pero las consideraciones sobre radiación solar en el trópico y los aportes originales acerca de la flora y la fauna de los ecosistemas acuáticos de esta región del continente, hacen que esta obra sea, en buena parte, diferente a los textos de limnología de otras latitudes.

La estructura del texto continúa dividida en cuatro secciones. La sección I trata el ecosistema acuático y comprende un análisis acerca del origen, estructura y funcionamiento de lagos, ciénagas, estuarios, ríos y embalses. Aquí los aportes nuevos han sido significativos.

La sección II expone las características físicas y químicas del agua; se discute el papel que desempeñan los gases y los iones en ella, y la estrecha interdependencia entre la presencia de éstos en el agua y los organismos que generan la productividad en la misma. Los cambios aquí también han sido significativos.

La sección III está dedicada a la biota acuática y a la productividad biológica. Es la parte que más caracteriza este texto, ya que en ella se incluyen organismos del bentos, el plancton, el perifiton y las plantas acuáticas propias del medio neotropical. La inclusión del tema de la bioindicación es quizá la parte más novedosa que se ha introducido.

La sección IV estudia la limnología aplicada a la acuicultura, los problemas de contaminación y se analiza el uso actual del agua en Latinoamérica.

Son muchas las instituciones y personas que en diferentes formas han contribuido para

la feliz terminación de esta obra y de su nueva edición. Nuestros agradecimientos muy especiales a la Universidad de Antioquia por el otorgamiento del año sabático (1989) al primer autor, durante el cual se pudo recopilar buena parte de la información presentada en este texto. Igualmente a la Fundación Alexander von Humboldt de Alemania, por su apoyo a los viajes realizados a numerosas universidades e institutos para discutir y analizar parte de la información obtenida. Permanecen nuestros agradecimientos para todas aquellas personas que de manera valiosa y desinteresada colaboraron en la primera edición.

Como se podrá observar, para esta segunda edición hemos unido los esfuerzos Gabriel Roldán-Pérez y John Jairo Ramírez-Restrepo, como una alentadora prueba de lo que el profesor y el alumno pueden lograr, mediante un trabajo en equipo, formador de nuevas generaciones de limnólogos y de una escuela que se prolonga en el tiempo.

Gabriel Roldán-Pérez
Rionegro, junio de 2008

Presentación

Todo libro representa una extensión de la mente, que es limitada, pues muy a nuestro pesar no es multiversal ni cosmopolita. La pretensión de su poseedor es tan solo ser universal, que es una forma de condicionamiento. Y mucho más ahora, en la era de la especialización y del encogimiento del espíritu. Si la herramienta no es completa, mucho menos lo será una expresión suya. Por ello esta obra fue escrita teniendo en cuenta que solo se puede dar razón del pasado, pues es lo único que realmente poseemos y los futuros, por inciertos, se caen en la mitad.

Todo libro de texto muestra los momentos buenos de la ciencia. Por eso es normalizador de conciencias. Pero estas últimas se ajustan al esquema cuando leen sin conciencia ni ciencia. Espero que no conforme ni centre, sino que aliente a ser excéntrico, a estar fuera del centro, a mirar sin conformarse. Ni por fuera ni por dentro. A buscar en sus páginas aquello que no se ve. Porque no todo está dado. No es por ello un manual ni una cartilla. Es un libro, solo eso. Uno entre muchos que tratan el tema. Y como tal se ajusta al esquema de un libro clásico. Quizá no tenga nada nuevo y sea simplemente una revisión complementada con discusiones de algunos cuerpos de agua colombianos y neotropicales. ¡Qué libro no lo es! Por ello, no tiene grandes pretensiones, salvo ser la realidad objetivada que muestra y por la cual puede ser juzgado. Pero para mi consuelo y tranquilidad, la realidad no es objetiva, pues cada uno la construye desde sí mismo: un sustrato tan poco firme como la arena del desierto. Es entonces cambiante y pertenece al instante. Así son los libros de ciencia. Por eso hay nuevas ediciones y existe ésta.

Al igual que mi profesor, soy simplemente un educador, que hago —como un día él y otros me inculcaron— un poco de investigación. No soy un científico ni jamás pretendí serlo. Jamás pretendí empinarme tanto, pues no tendría apoyo y caería violentamente. Por ello, mi contribución a esta nueva edición no surge desde esa concepción. La concibo como el cumplimiento de un viejo deseo: el de compartir con alguien a quien un día critiqué —la juventud profiere palabras sin saber el dolor que causan—. Triste destino el nuestro: repetir errores viejos y sabidos y ser jóvenes para creernos completos al comenzar a andar.

Creo que no se publica para ser alabado, ni para obtener galardones y elogios; se publica para compartir lo obtenido, para ser corregidos y criticados. Y creo que para eso ha sido lanzado este libro al mar del conocimiento y las opiniones consensuadas que constituyen la ciencia; un mar muy turbulento por cierto. Espero de corazón que el viento lo lleve al puerto de un corazón joven o de uno ya cansado, pero deseoso de encontrar algo en lo que llega a sus manos para compartirlo con otros. La mente puede envejecer, aún el corazón lo hace.

Pero el deseo de aprender no. Y se aprende hasta cuando morimos cada noche al dormir y hasta cuando cerramos los ojos para no volver más. Si eso se cumple, aquello en lo que creo y por lo que escribí, no habrá sido en vano.

Agradezco a mi profesor y amigo esta invitación que surge desde la confianza. Solo espero haber estado a la altura que él merece y espera de este volátil alumno lleno de contradicciones y esperanzas.

John Jairo Ramírez Restrepo
Medellín, junio de 2008

Sección I

El ambiente acuático

1

Reseña histórica de la limnología

Los estudios limnológicos en zonas templadas, sobre todo de Europa y Norteamérica, se conocen ampliamente por medio de los textos originados en estas regiones. Sin embargo, la limnología en el trópico americano aún es una ciencia nueva, poco conocida y de escaso desarrollo en la mayoría de los países neotropicales. Por lo anterior, se ha juzgado conveniente, en este texto, dar una visión global acerca de cómo nació en Europa a finales del siglo XIX y cómo se extendió por el mundo hasta llegar a nuestro hemisferio, en las últimas décadas.

Definición de limnología

En términos amplios, la *limnología* es el estudio de las relaciones funcionales y de productividad de las comunidades de agua dulce y la manera como las afecta el ambiente físico, químico y biológico (Wetzel, 1983).

Cole (1983) profundiza más al tratar de analizar la palabra "limnología". Se pregunta primero qué es limnología. La respuesta más simple podría ser: "estudio de la oceanografía de las aguas continentales". Esto podría tener cierta aceptación si se considera la definición de limnología dada por Forel (1892) como: "oceanografía de los lagos". También la limnología se describe como hidrobiología o biología acuática; ambas palabras se refieren al agua, sin diferenciar entre dulce o salada, por lo que serían términos demasiado amplios.

Baldi (1949), limnólogo italiano, la define como: "la ciencia que trata de las interrelaciones de procesos y métodos donde quiera que haya transformación de materia y energía en el agua".

El Primer Congreso Internacional de Limnología realizado en Kiel (Alemania), en 1922, definió la limnología como "el estudio ecológico de todas las masas de agua continentales", independiente de su origen, dimensión o salinidad. Aquí se incluyen los estuarios, cuyo estudio es compartido por los oceanógrafos.

Después, el Congreso Internacional de Limnología llevado a cabo en la Unión Soviética en 1971, propuso que el objetivo más importante de la limnología es estudiar la circulación de materiales, especialmente de sustancias orgánicas, en un cuerpo de agua. Por tanto, los fenómenos biótico y abiótico se interrelacionan, siendo el balance del ecosistema la parte principal de esta interrelación.

La palabra *limnología* deriva del griego λιμνη: pantano o lago. Keller (1961) definió el estudio de los ríos como *potamología* (del griego ποταμος: río, corriente), pero actualmente el término "limnología" ha sido aceptado para designar el estudio de las aguas interiores o continentales, sin importar si son lenïticas (lagos) o lóticas (ríos, corrientes). Más recien-

temente todo esto se considera bajo el término de *humedales* según Guerrero (1998).

Albores de la limnología

Muchos siglos antes de que el hombre introdujera el término *limnología*, ya la humanidad conocía los beneficios del agua como fuente indispensable para la obtención de cosechas y como medio para la vida de un gran número de especies. Los chinos ya aplicaban, cinco mil años atrás, la técnica del cultivo de arroz en medios anegados. Los monumentos egipcios muestran representaciones de peces en sus grabados y las poblaciones más primitivas de México utilizaban ciertos insectos (hemípteros y larvas de dípteros) y *Artemia*, como alimento. Igualmente, los mayas usaban estanques y canales para mantener peces y plantas acuáticas.

Por su parte, las técnicas de acuicultura se aplicaban tres mil años atrás en cultivos de carpa en el extremo oriente. Varios siglos antes de Cristo ya se hablaba de la fauna y la flora de los lagos y ríos. Aristóteles, en su libro *Historia de los animales*, dice que todas las aguas continentales son iguales, en lo que se refiere a los animales que las habitan, clasificándolos en: animales de lagos, animales de ríos y animales de pantanos.

La invención del microscopio en el siglo XVII abrió un mundo nuevo al conocimiento de la vida en el agua. Observaciones de protozoarios y rotíferos hechas por primera vez en una gota de agua por A. van Leeuwenhoek (1632-1723), J. Swammerdan (1637-1680) y F. Redi (1626-1698), trajeron consigo toda una revolución en el campo científico. Se hicieron así descripciones detalladas y aparecieron las primeras publicaciones sobre organismos acuáticos, como *Animalcula infusoria fluviatilia et marina* de O. F. Müller en 1786, y *Die infusionthierchen als vollständige organismus* de Ch. Ehrenberg (1795-1876).

De Saussure (1779) reportó las primeras mediciones de temperatura en los Alpes suizos. Simony (1850), trabajando en estos mismos lagos, descubrió el fenómeno de la estratificación térmica o cambio brusco producido en la temperatura del agua, que más tarde recibiría el nombre de *termoclino*. Agassiz (1850) relacionó por primera vez los organismos acuáticos con las condiciones físicas y químicas del agua.

Establecimiento de la limnología como ciencia

Desarrollo de la limnología en Europa

Haeckel (1866), padre de la ecología, fue uno de los primeros en establecer que los principios ecológicos que rigen la vida en la tierra eran los mismos que la regían en el agua. El primer concepto limnológico del ecosistema acuático se debe a Forbes (1887), quien publicó un artículo llamado "El lago como un microcosmos", el cual pasó inadvertido por muchos años, pero que con el correr del tiempo se convirtió en una pieza clásica de la literatura limnológica. Uno de sus apartes dice:

> El lago aparece como un sistema orgánico, un balance entre la síntesis y la descomposición en el que la lucha por la existencia y la selección natural han producido un equilibrio, una comunidad de interés entre el depredador y la presa.

Forbes concluye diciendo:

> Si el sistema de la vida es tal que el equilibrio armónico de intereses conflictivos ha llegado hasta donde cada elemento es hostil o indiferente el uno al otro, no podemos creer mucho acerca de sus resultados donde, como en las cuestiones humanas, a los ajustes espontáneos de la naturaleza, se agregan los esfuerzos inteligentes, bien sea por simpatía o autosacrificio.

Son los trabajos de Forel (1841-1912), publicados en tres volúmenes (1892, 1895 y 1904), los que marcan el comienzo de la limnología como ciencia. Por ello se ha llamado a

Forel "el padre de la limnología". Su obra, basada en los estudios del lago Le Léman, Suiza, es un tratado en que dedica cerca de la cuarta parte a la biología y el resto a aspectos aplicados de los peces, la química y el agua potable. Forel (1901) publicó también una obra sobre limnología general en la cual dedica 249 páginas a la biología, 14 a la química y solo media página a los eventos biogénicos que suceden en las aguas profundas; dio igualmente importancia a la acción de la temperatura en el agua y este concepto lo utilizó para clasificar los lagos como polares, templados y tropicales.

El primer laboratorio dedicado a estudios limnológicos, Instituto de Limnología de Plön (hoy llamado Instituto Max Planck de Limnología), fue fundado en Alemania, en 1891, por Otto Zacharias, orientado principalmente al estudio de organismos planctónicos (véanse figuras 1.1 y 1.2). Los científicos que allí han laborado han hecho que este sitio sea, hasta nuestros días, uno de los de mayor reputación en el mundo. Este mismo instituto creó, a mediados del siglo XX, un laboratorio de limnología en Manaus, Brasil, cuyos trabajos han contribuido de forma considerable al conocimiento de la limnología neotropical.

Otro laboratorio importante tuvo origen en Lunz, Austria, en 1906, por la Fundación Kupelwieser, el cual continúa siendo hoy día uno de los principales centros limnológicos de Europa.

Correspondió a August Thienemann (1882-1960), limnólogo alemán, estructurar la limnología como ciencia. Al fallecer Zacharias en 1916, Thienemann asumió la dirección del Instituto de Plön hasta 1957. A él correspondió la fundación de la Sociedad Internacional de Limnología, la creación del *Archiv für Hydrobiologie* (*Archivo para la Hidrobiología*) —revista especializada en publicaciones limnológicas—, la creación de la revista *Binnengewässer* (*Aguas Interiores*), el desarrollo del microscopio invertido, en asocio con su discípulo Hans Uthermöhl, y el perfeccionamiento de numerosas técnicas de análisis químico del agua con su también discípulo Waldemar Ohle (Ohle, 1934, 1958*a*).

Figura 1.1 Edificio donde se fundó en 1889 el Instituto de Limnología en Plön, Alemania

Figura 1.2 Placa alusiva a la fundación del Instituto de Limnología en Plön, Alemania

Thienemann se unió en 1920 a Einer Nauman (1891-1934), limnólogo sueco dedicado al estudio de lagos oligotróficos y profundos en las regiones montañosas de su país. La unión de estos dos científicos, aunque poco duradera, fue muy productiva. Fueron ellos quienes crearon, en 1922, junto con 186 investigadores de veinticinco países, la Sociedad Internacional de Limnología (SIL). Posteriormente sus trabajos comparativos entre lagos suecos y bálticos llevaron a los conceptos de oligo, meso y eutrófico y fueron el inicio del desarrollo de los estudios de eutrofización en lagos. Nauman era considerado por sus compañeros un teórico de la limnología, debido a sus numerosas teorías y terminología limnológica propuestas, trabajo que llegó a la cumbre en 1931 con el texto *Limnogische terminologie*.

Otro de los grandes limnólogos de Europa fue el austriaco Franz Ruttner (1882-1961), pionero de la ecología del fitoplancton lacustre tropical. Precisamente realizó, con Thienemann, las primeras investigaciones en limnología tropical. Su texto: *Grundiss der linmnologie* (*Fundamentos de limnología*), publicado por primera vez en 1940, con una última reimpresión en 1975, constituye uno de los clásicos de la limnología.

A partir de la influencia germánica, la limnología se extendió rápidamente por Europa. En Rusia, por ejemplo, se crean los Institutos de Microbiología, en Moscú, y de Zoología, en Leningrado (ahora San Petersburgo), donde se realizan las primeras investigaciones de organismos acuáticos. También se crean el Instituto de Biología de Aguas Interiores, localizado cerca de la represa de Borok, y el Instituto de Limnología cerca del lago Baikal.

Francia, por su parte, ha contado con reconocidos taxónomos, entre ellos Pierre Bourrelly (1971), autor de numerosos trabajos de algas de agua dulce, y Dussart (1966), quien publicó un libro de limnología sobre el estudio de las aguas dulces continentales.

En cuanto a Gran Bretaña, la limnología está dirigida a su aplicación empírica. Allí se crea la Asociación Biológica de Agua Dulce del Reino Unido, que funda en 1931 un laboratorio a orillas del lago Windermore, famoso por sus estudios de fitoplancton, estratificación y movimiento del agua.

Dinamarca merece igualmente un lugar destacado en la historia de la limnología. Fue Wesenberg-Lund (1939) quien publicó numerosos trabajos sobre rotíferos, plancton e insectos acuáticos, con representaciones artísticamente dibujadas a mano. De igual manera los trabajos de Steemann Nielsen (1952) sobre el uso del carbono radioactivo ^{14}C proporcionaron grandes avances para el estudio de la productividad primaria, principalmente del plancton.

En Suecia, los trabajos de Ekman (1915) aportaron invaluables conocimientos sobre la fauna bentónica en los lagos.

En Noruega existen reportes desde principios del siglo xx sobre plancton; allí también se han publicado numerosos artículos sobre el fenómeno de la meromixis en los lagos.

En Finlandia, un país de numerosos lagos, se presenta una enorme cantidad de investigaciones sobre plancton.

Por su parte, los llamados países bálticos desarrollan de igual manera mucha actividad limnológica desde principios del siglo xx. Polonia cuenta desde hace varias décadas con estaciones de limnología a orillas de los lagos Wigry y Micoletzki.

La antes llamada Checoslovaquia atrajo la atención principalmente con los trabajos sobre algas realizados en la década del treinta y en la actualidad es uno de los países más interesados en el estudio limnológico de los embalses.

Hungría ha sido uno de los centros más antiguos de los estudios limnológicos y allí se han hecho notables avances en la química del agua; a Winkler, por ejemplo, se debe el desarrollo del método titrimétrico para el análisis del oxígeno en el agua.

Los estudios del lago Ocrida, en Yugoslavia, han hecho que este país también merezca un puesto de importancia en la historia de la limnología.

Italia es otro de los países europeos destacados por su aporte a la limnología. Los estudios realizados por Baldi (1949), como en el lago Maggiore, convirtieron este lugar en punto de encuentro de limnólogos en Europa.

En España, los primeros estudios aparecen a partir de 1912 con los aportes de Celso Arévalo, en Valencia, y su posterior publicación titulada *La vida en las aguas dulces* (1929). En las últimas décadas, la limnología española ha tenido un impresionante desarrollo, a causa fundamentalmente del profesor Ramón Margalef, recientemente fallecido, quien sintetiza de manera magistral estos conocimientos en su obra *Limnología* (1983).

A partir de la década del noventa hasta la actual, la limnología sufre un acelerado desarrollo en todos los países del mundo, ante la enorme preocupación por la contaminación y el agotamiento del recurso hídrico. Las guerras del futuro serán por agua, dicen los expertos. Hemos observado cómo en los últimos veinte años se ha presentado una extraordinaria recuperación de lagos y ríos, debido a los conocimientos adquiridos en la última centuria y la conciencia ambiental de sus dirigentes y ciudadanos en general. Hasta aquí, los hechos más sobresalientes de la limnología en Europa.

Desarrollo de la limnología en Norteamérica

El desarrollo de la limnología en Norteamérica ha sido verdaderamente explosivo a partir de comienzos del siglo xx. Fue Edward Asahel Birge (1851-1950), en compañía de su discípulo Chancey Juday, quien sentó las bases de la limnología moderna. Birge fue primero zoólogo, lo que le permitió convertirse posteriormente en zooplanctólogo, y después en el primer taxónomo de cladóceros de su época. En sus investigaciones limnológicas introdujo las relaciones de los organismos con el medio físico y químico (Birge, 1895, 1897). Los fenómenos de estratificación térmica fueron preocupación de Birge, y fue él quien en 1904 acuñó el término *termoclino* para designar la zona de descenso brusco de temperatura, dada en los lagos de zonas templadas en la época de verano. Así mismo designó, con los términos *epilimnio* e *hipolimnio*, las zonas del lago que se encontraban por encima y por debajo del termoclino.

El verdadero avance de la limnología en Norteamérica comenzó en 1909, cuando se asociaron Birge y Juday para trabajar en la caracterización de los lagos de esa región, utilizando como indicador el estado trófico y el patrón de distribución del oxígeno a lo largo de una columna de agua.

P. S. Welch , profesor de la Universidad de Michigan, fue otro de los notables limnólogos de Norteamérica. Sus obras: *Limnology* (1935) y *Limnological methods* (1948), se convirtieron en piezas clásicas de la limnología norteamericana.

Quizá el más grande limnólogo norteamericano ha sido George Evelyn Hutchinson,

nacido en Inglaterra en 1903 y nacionalizado en Estados Unidos en 1941. La revista *Limnology and Oceanography* dedicó en 1971 una extensa publicación sobre su obra. Allí es presentado como un gigantesco árbol, con cientos de ramas correspondientes cada una de ellas a un discípulo, la mayoría de ellos importantes limnólogos en el mundo actual. La culminación de su obra es el libro *A treatise on limnology (Tratado de limnología)*, publicado en tres volúmenes: el primero, trata sobre geografía, física y química de los lagos; el segundo, principalmente sobre plancton lacustre; y el tercero, sobre plantas acuáticas y perifiton (Hutchinson, 1957, 1967, 1975). Deben citarse igualmente las contribuciones significativas de Usinger (1956), Edmonson (1959), Merrit y Cummins (1996).

Habría que redactar varios volúmenes si se quisiera hablar de todos los limnólogos norteamericanos que han hecho innumerables aportes a la limnología. Sin embargo, y para terminar, hay que mencionar los nombres de George K. Reid, Gerald A. Cole y Robert Wetzel, cuyos textos de limnología son de amplia utilización actual en universidades norteamericanas y en otros países del mundo (Reid, 1966; Cole, 1983; Wetzel, 1983; Wetzel y Likens, 2000).

Desarrollo de la limnología en el neotrópico

Margalef (1983) dice:

> Toda ecología es incompleta, a veces irremediablemente incompleta, si no se toman en consideración las regiones tropicales. En el caso de la limnología, cualquier tipología desarrollada con referencia a la región templada no puede pretender ser universal. Los organismos de las zonas tropicales son mucho más variados con representación de numerosos grupos que faltan en la zona templada.

Schiemer y Boland (1996), entre otros, hacen un análisis de la limnología en los trópicos.

La limnología en el trópico americano es muy diferente a la del trópico asiático y africano, en especial su hidrología, con faunas y floras totalmente diferentes.

En primer lugar, y para efectos de localización geográfica, se entiende por *neotrópico* la región comprendida entre el trópico de Cáncer en el norte y el trópico de Capricornio en el sur. En otros términos, es la región comprendida aproximadamente entre los 20° de latitud norte y los 20° de latitud sur. Se está hablando, entonces, de los países de Centroamérica hasta el norte de México y de Suramérica hasta el norte de Argentina y Chile y un poco antes del extremo sur del Brasil.

El primer escollo con el que se tropieza es con la poca y dispersa información limnológica que existe en nuestro medio. Lewis (1987, 2000, 2002) analiza de forma extensa la necesidad de estudiar la limnología de los lagos tropicales. Por ejemplo, al estudiar las características de un lago de zonas templadas (posiblemente de origen glaciar) y las de un lago tropical (posiblemente por inundación de valles) seguramente se llegará al conocimiento de comportamientos térmicos, faunas y floras diferentes entre sí.

Desarrollo de la limnología en Brasil

Es Brasil el país que mejor ha estructurado esta ciencia desde varias décadas atrás. Los primeros datos existentes acerca de un reconocimiento de la amazonía datan de 1637 y 1638, y se originaron en la expedición dirigida por el portugués Pedro Texeira, compuesta por dos mil hombres, que partió desde Belem a Iquitos (Perú). Allí se describe el ancho y la longitud del río Amazonas, las zonas de inundación (várzea), la variedad de peces, tortugas y sus hábitos. Podría, por tanto, decirse que constituye el primer estudio limnológico en el neotrópico.

Posteriormente, las expediciones de Alexander von Humboldt (1799-1804) hacen nuevos aportes a la ecología de Brasil. Herndon (1853) relata una exploración del río

Amazonas. Dahl (1894) realiza los primeros estudios sobre copépodos del Amazonas y Poppe (1892) describe una nueva especie del copépodo *Diaptomus*. Katzer (1897), investigador austriaco, hace los primeros análisis químicos de las aguas del río Amazonas.

El desarrollo de la microbiología acuática en Brasil se debe al salubrista Oswaldo Cruz, quien presentó su tesis de doctorado sobre este tema a la Facultad de Medicina de Río de Janeiro (Cruz, 1893). Los aportes de este investigador fueron de tanta trascendencia, que gracias a ellos hoy existe en Río de Janeiro uno de los más grandes institutos de investigaciones de enfermedades tropicales, bautizado con su nombre.

Rodolpho von Ihering fue uno de los iniciadores de estudios limnológicos e ictiológicos en Brasil, a principios del presente siglo. Posteriormente, Von Ihering incorporó a su equipo de trabajo al limnólogo norteamericano Stillman Wright del Instituto Smithsoniano, quien fuera más tarde considerado pionero de la limnología brasileña. Vino luego el limnólogo holandés Hermann Kleerekoper, invitado por la Universidad de São Paulo, quien inició estudios limnológicos sistematizados en la represa Santo Amaro (hoy represa de Guarapiranga) en São Paulo (Kleerekoper, 1939). Entre sus hallazgos están la ocurrencia de períodos diarios de circulación y estratificación térmica, confirmada después para la mayoría de los ecosistemas leníticos tropicales. La estadía de Kleerekoper en Brasil se extendió por varios años y su inmensa contribución limnológica lo llevó a publicar el primer libro de limnología en Brasil titulado *Introdução ao estudo da limnologia* (Kleerekoper, 1944).

Lutz (1930) escribe sobre las aguas torrenciales al sur de Brasil.

En 1934 llegó a Brasil el alemán Harald Sioli para unirse a los trabajos limnológicos que se realizaban al norte de ese país. Durante la Segunda Guerra Mundial fue detenido (1942-1945) y recluido en Tomé-Acu (Pará). Después de su liberación se reincorporó a los estudios limnológicos, y publicó diferentes trabajos sobre los ríos de la Amazonía (Sioli, 1949, 1950). En estos, Sioli clasifica los ríos en tres tipos: *a. ríos de aguas blancas*, los que corren por regiones geológicas jóvenes como los Andes y arrastran cantidades de material en proceso erosivo; *b. ríos de aguas claras*, los que tienen sus orígenes en regiones geológicas antiguas, como las planicies centrales de Brasil y las Guyanas; y *c. ríos de aguas negras*, originados en regiones planas, antiguas y de suelos arenosos; su color negro se debe a sustancias húmicas en descomposición (Esteves, 1988). Sioli regresó a Alemania en 1957, donde sucedió a Thienemann como director del Instituto Max Planck de Limnología, en Plön. En su larga estadía en Brasil se convirtió en una de las mayores autoridades mundiales en ecología tropical. Son numerosas sus publicaciones, pero su obra maestra es: *The Amazon-limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin* (Sioli, 1984).

Aparece luego, en el panorama limnológico, el brasileño Lejeune Henriques de Oliveira (1915-1983) quien es considerado el pionero en estudios limnológicos de lagunas brasileñas, en especial las del litoral de Río de Janeiro. Sus trabajos están relacionados con fitoplancton, zooplancton, crustáceos, fauna de manglares, problemas de malaria y estudios aplicados a la explotación pesquera (Oliveira, 1948; Oliveira y Krau, 1955; Oliveira, Nascimento y Krau, 1955).

Vanzolini (1964) habla de los organismos acuáticos de Brasil.

En 1966 se realizó en este país el Simposio sobre Biota Amazónica, cuyos resultados se recogieron en tres volúmenes, de los cuales el tercero fue dedicado por completo a la limnología de la Amazonía.

Entre los años sesenta y setenta aparece la figura de Samuel Margel Branco, quien dedicó buena parte de su trabajo a estudios de contaminación acuática y problemas de eutrofización en ríos y represas en el estado de São Paulo (Branco, 1971, 1972, 1977, 1984; Branco y Rocha, 1977).

Es necesario mencionar los trabajos de los alemanes Klinge y Ohle (1964) sobre las propiedades químicas de los ríos de la región amazónica. En ellos se demuestra la estrecha relación tierra-agua, para llegar a la conclu-

sión de que las aguas de la cuenca amazónica de suelos más antiguos y de sedimentos del Terciario son extremadamente pobres en electrólitos. En general, estas aguas poseen más cationes que aniones a causa de la absorción del humus o por los óxidos de hierro y aluminio. Es característica de estas aguas la pobreza en nitratos, fosfatos y sulfatos, factores ecológicos de extrema importancia en la región amazónica; estos compuestos circulan dentro de un delicado balance, que al ser roto, puede ser catastrófico para la región.

También entre las décadas del sesenta y setenta aparecen otros investigadores alemanes que hacen grandes aportes a la ecología y limnología de la región amazónica. Ernst Josef Fittkau trabajó por varios años en Manaus, Brasil, donde realizó numerosos estudios acerca de limnología de los ríos de la Amazonía central y la ecología de los ríos de la selva tropical, así como también acerca de su productividad, biomasa y dinámica de poblaciones (Fittkau, 1964, 1967, 1977; Fittkau *et al.*, 1975; Fittkau, 1971). Los trabajos de Fittkau sobre los quironómidos (Diptera, Chironomidae) de la región amazónica son considerados pioneros en este campo.

Otros aportes al conocimiento de la limnología de la región amazónica corresponden a Goulding (1980) sobre los peces del Amazonas y a Furch *et al.*, (1982), quienes destacan el carácter ácido de sus aguas, pobres en electrólitos y con abundante cantidad de metales alcalinos.

Hill y Rai (1982) discuten el origen fluvial de los lagos amazónicos, su débil estratificación térmica durante el día y su pobreza en nitrógeno y fósforo. De nuevo Rai y Hill (1982) hacen un extenso análisis de la estrecha relación existente entre los lagos y los ríos de la amazonía, de la cual depende el funcionamiento de su delicado balance.

Junk (1983) describe las fluctuaciones del nivel del agua en el río Amazonas y sus tributarios, la consecuente inundación de planicies y la formación de charcas temporales, lo que convierte un mismo lugar en hábitat lacustre durante los períodos de lluvia y en hábitat terrestre durante la época de sequía.

A partir de 1970, el desarrollo de la limnología en Brasil es en realidad explosivo. Nuevos trabajos en el Instituto Nacional de Investigaciones de la Amazonía en Manaus y programas de posgrado en varias universidades, incrementan los conocimientos limnológicos en los últimos años. José Galizia Tundisi de la Universidad de São Paulo, en São Carlos, realiza, con sus colaboradores, numerosos trabajos acerca de la productividad primaria y funcionamiento general de los embalses (Tundisi, 1977; Tundisi *et al.*, 1977; Barbosa y Tundisi, 1980; Tundisi, 1981*a*; Tundisi, 1981*b*; Tundisi y Hino, 1981*c*; Tanji *et al.*, 1983; Maier, 1985; Maier *et al.*, 1985; Takino *et al.*, 1985; Santo y Paulo, 1985; Tundisi, 1986). Simultáneamente a Tundisi, Carlos Bicudo, del Instituto de Botánica en São Paulo, desarrolla un enorme estudio de las algas de agua dulce (Bicudo y Bicudo, 1970).

Francisco de Asis Esteves impulsa una intensa actividad investigativa en el área de la limnología y las macrófitas acuáticas (Esteves, 1981; Esteves *et al.*, 1981; Esteves y Camargo, 1982*a*; Esteves, 1982*b*; Esteves *et al.*, 1984; Esteves *et al.*, 1985; Esteves y Rodríguez, 1986; Esteves, 1988). Su más reciente publicación, *Fundamentos de limnología* (Esteves, 1988), constituye uno de los pocos textos de limnología existentes en la actualidad en el neotrópico.

Desarrollo de la limnología en otros países neotropicales

Fuera de Brasil, los estudios limnológicos en el resto de países localizados en la franja neotropical son escasos y poco conocidos. Los primeros se deben a Juday (1916), quien reporta algunos estudios limnológicos en varios lagos de Centroamérica. Deevey (1957) y Griva (1982) también hacen referencia a algunos estudios limnológicos realizados en esta región. Ayala y Phleger (1969) editan las memorias sobre un simposio dedicado a lagunas costeras, realizado en México y auspiciado por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de ese país.

Barlow *et al.* (1976) analizan la composición química de algunos lagos de origen volcánico cercanos al lago de Nicaragua; esta es una publicación dentro de un volumen dedicado a investigaciones sobre la ictiofauna de los lagos de ese país. Hustedt (1953) realiza una publicación sobre los microorganismos de arroyos termales en El Salvador. En Surinam (Guyana Holandesa) se elaboran una serie de estudios limnológicos, originados a raíz de la construcción de la represa de Brokopondo; los trabajos más destacados corresponden a Leentvaar (1973, 1975) y Van Donselaar (1968). Incháustegui *et al.* (1978) publica unas notas sobre el lago Enriquillo, en la República Dominicana. Cowgill *et al.* (1966) realiza estudios acerca de la historia de la laguna Petenxil en el norte de Guatemala.

En Venezuela, país donde ha habido una moderada actividad limnológica en los últimos años, Gessner y Vareschi (1956) reportan los resultados de la expedición limnológica realizada en 1952. Pannier (1957, 1958) hace estudios sobre el consumo de oxígeno de plantas acuáticas con relación a distintas concentraciones de oxígeno. Weibezahn *et al.* (1970) efectúan un estudio morfométrico e hidrométrico de dos lagunas en los Andes venezolanos. Lewis y Weibezahn (1976) reportan los resultados de los estudios químicos, flujo de energía y estructura de comunidades en algunos ecosistemas de agua dulce de Venezuela. Krumdieck (1977) habla de la minimización del impacto ecológico por embalses en selvas tropicales. Bowen (1979) estudia los aspectos determinantes de la composición química de los agregados detríticos al perifiton en el lago Valencia (Venezuela); Solabarrieta y Weibezahn (1980) discuten la distribución y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos en el mismo lago; Schubert (1980) realiza varios estudios sobre su paleolimnología. Lewis y Weibezahn (1981) estudian su constitución química y posteriormente Lewis (1983) estudia la temperatura, el calor y la circulación del agua. Ravinovich y Novoa (1982) plantean los impactos ambientales que se presentarán por el aprovechamiento hidroeléctrico del río Orinoco. Otros estudios para este río son los de Vásquez y Sánchez (1984), Blanco y Sánchez (1984) y Pérez (1984). Otros trabajos sobre los embalses en la cuenca del río Caroni se encuentran en Álvarez *et al.* (1986), Castro y Gorzula (1986) y González (2003, 2004).

En Perú existen varios reportes de investigadores europeos que desde los años sesenta han visitado la región de Huallaga. Löffler (1955) estudia los boeckélidos del Perú, un copépodo ciclópido de color rojo muy común en lagos de alta montaña andinos. Löffler (1960) publica los resultados de las investigaciones limnológicas realizadas en el norte de Chile y Perú. Johan Illies (1961, 1963, 1964) publica un estudio limnológico comparativo entre Europa y Suramérica y una revisión de la familia Gripopterygidae (Plecoptera) de Suramérica; también realiza estudios de la fauna de invertebrados acuáticos en el río Huallaga, un tributario del Amazonas, y en 1969 escribe un magnífico artículo sobre la biogeografía y ecología de los insectos de agua dulce neotropicales. Vale la pena mencionar que este profesor alemán dedicó varios años a estudios limnológicos y biogeográficos en Perú y posteriormente se radicó en Schlitz (Alemania) donde fue director del Instituto Max Planck de Limnología de Aguas Corrientes, hasta 1981, cuando falleció.

Hegewald *et al.* (1980) realizó posteriormente estudios sobre fitoplancton en varios lagos de Perú.

Bolivia, por su parte, ha sido escenario de numerosos estudios realizados en el lago Titicaca. El primer reporte sobre este lago lo hace Coker (1911) quien lo califica como el más llamativo del mundo. Frenguelli (1940) publica sobre las diatomeas allí encontradas y Marcus (1953) sobre la fauna de briosos. Schindler (1955) elabora un estudio limnológico general, al igual que lo hace Gilson (1964). Plafker (1964) lleva a cabo estudios sobre varios lagos en el noreste de Bolivia. Richerson *et al.* (1974, 1977) efectúa un reconocimiento de la limnología física del lago Titicaca y posteriormente lleva a cabo un estudio limnológico del mismo. Warwick *et al.* (1984)

elabora estudios sobre la dinámica estacional de la limitación de nutrientes en un lago tropical de altas montañas, y trabaja también en el lago Titicaca. Hurlbert (1981) hace una recopilación de la biota acuática suramericana.

Desarrollo de la limnología en Colombia

Hasta los años noventa prácticamente no existían estudios limnológicos en Colombia. Williamson (1918), profesor de la Universidad de Michigan, escribió un reporte titulado *A collecting trip to Colombia, South America*, en que relata sus experiencias de un viaje, cuando recorrió parte del río Magdalena desde Santa Marta hasta las poblaciones de Honda y La Dorada. Aunque el viaje estuvo dirigido a recolectar odonatos adultos, por sus descripciones detalladas se pueden deducir las condiciones ambientales y de riqueza de fauna acuática del río Magdalena y sus tributarios en esa época.

El primer reporte limnológico para Colombia se debe a los trabajos realizados por el profesor Joaquín Molano Campuzano, quien, por contrato con el Ministerio de Agricultura, realizó una serie de observaciones y estudios en varias lagunas y ríos, los cuales se centraron en mediciones fisicoquímicas del agua y observación del plancton (Molano, 1954). El mismo autor publicó luego un estudio sobre el lago La Tota (Molano, 1960). Posterior a estos trabajos Roberto Galán Ponce, profesor de la Universidad de los Andes (Bogotá) y quien fuera colaborador del profesor Molano, inició una serie de estudios limnológicos de carácter aplicado al tratamiento biológico del agua y sobre el conocimiento del fitoplancton en lagunas y ríos en los alrededores de Bogotá. A causa de su temprano fallecimiento, gran cantidad de material se quedó sin publicar. Una de sus pocas publicaciones se refiere al tratamiento biológico de aguas negras de Bogotá (Galán, 1966).

Solo a partir de la década de los setenta comienzan a realizarse estudios limnológicos más detallados acerca de lagos, ciénagas, ríos y embalses en Colombia.

En cuanto al estudio de lagos y ciénagas, a pesar de ser ecosistemas abundantes en Colombia, los reportes aún son escasos. Ducharmé (1975) lleva a cabo un estudio limnológico sobre varios ríos, lagos y ciénagas de Colombia, y el mismo autor (1975) realiza una revisión bibliográfica de publicaciones sobre el lago La Tota.

Arias (1975, 1977) efectúa estudios limnológicos en la ciénaga de Guarinocito y planicies inundables del río Magdalena. Alvarado y Pinilla (1977) realizan un estudio del zooplancton del lago La Tota; al igual que Ruiz *et al.* (1984) en relación con su eutrofización, calidad bacteriológica y composición planctónica, Flórez (1978) efectúa una revisión bibliográfica del mismo lago. Narváez (1984) hace estudios batimétricos y algunas relaciones ecológicas del lago Guamuez (La Cocha), Nariño. Aspectos generales sobre este lago son también tratados por Cabrera (1970) y Pérez (1976). Arias (1985) efectúa un extenso análisis acerca de las ciénagas en Colombia. Ramírez (1987) realiza un estudio de las condiciones limnológicas de la laguna del Parque Norte de Medellín y Moreno y Fonseca (1987) discuten el papel que desempeñan las ciénagas como polos de desarrollo. Moreno *et al.* (1987) discute la importancia del bosque ripario en la productividad de las ciénagas.

En cuanto al estudio de ríos y corrientes existen numerosos trabajos. Bunker (1931) realizó el primer estudio del río Medellín con el fin de proponer soluciones al problema de la contaminación que ya se observaba en él. Vinieron luego muchos trabajos con orientación ictiológica, pero todos en general con un alto contenido limnológico. Miles (1947) publica un libro sobre los peces del río Magdalena. Dahl y Medem (1964) realizan un estudio sobre la fauna acuática del río Sinú, y Dahl (1963, 1971), con sus publicaciones sobre la biología y ambiente del bocachico (*Prochilodus reticulatus magdalenae*) y peces del norte de Colombia, abre definitivamente la investigación ictiológica en el país.

Caicedo y García (1971) evaluaron el estado de contaminación del río Bogotá, y Almeida (1972) recomiendó establecer un programa de investigación hidrobiológica en dicho río.

El verdadero impulso al estudio limnológico de corrientes solo comienza a finales de los setenta. Es en la Universidad de Antioquia (Medellín) donde se da un fuerte impulso al estudio limnológico de ríos y quebradas de Antioquia, con énfasis especial en la fauna de los macroinvertebrados acuáticos. Entre estos trabajos se mencionan los siguientes: Roldán *et al.* (1973); Pérez y Roldán (1978); Roldán (1980); Ramírez (1981); Machado y Roldán (1981); Correa *et al.*, (1981); Álvarez y Roldán (1983); Arango y Roldán (1983); Matthias y Moreno (1983); Bedoya y Roldán (1984) y Roldán (1985); Roldán (1988) publica una guía taxonómica y ecológica sobre los macroinvertebrados acuáticos de Antioquia.

El río Magdalena, el más importante del centro del país, ha recibido mucha atención en los últimos años. En 1986, en Barranquilla se llevó a cabo un foro sobre el estado de contaminación y sus alternativas de solución. Los trabajos quedaron consignados en un documento titulado: *Memoria del foro sobre contaminación del río Magdalena y sus alternativas de solución* (Universidad del Norte, Barranquilla, 1986). Galeano (1987) lleva a cabo un estudio hidrobiológico del río Bogotá con el fin de evaluar sus condiciones ecológicas mediante el uso de bioindicadores. Ruiz y Gómez (1988) publican una extensa obra sobre calidad de agua en Colombia, en la cual se incluyen datos fisicoquímicos y biológicos de los ríos Cauca y Magdalena, y otra serie de ríos de importancia secundaria.

A partir de la década del setenta, la construcción de embalses recibe un fuerte impulso en el país. El propósito fundamental es generar energía hidroeléctrica y agua potable para grandes ciudades. La formación de estos nuevos cuerpos de agua favoreció la realización de una serie de estudios, tanto de carácter ictiológico como limnológico. Varios programas ictiológicos se pusieron en marcha en algunos de los embalses ya establecidos [Beltrán (1978); Beltrán y Beltrán (1978); Mosquera y Valderrama (1980); Ramos (1982); Valderrama (1984)].

Los estudios limnológicos también recibieron un fuerte impulso con la construcción de dichos embalses. Surgieron muchos trabajos relacionados con la fisicoquímica del agua y poblaciones de fito y zooplancton: Uribe y Roldán (1975); Sánchez (1976); Cárdenas (1977); Roldán (1978); Torres (1979); Björk y Gelin (1980); Bernier (1981); Roldán (1982); Ramírez y Machado (1982); Gaviria (1983); Gaviria y Rodríguez (1983*a*, *b*); Molina (1983); Victoria y García (1983); ISA (1983, 1985); Márquez (1984); Valderrama (1984); Roldán *et al.* (1984); Márquez y Guillot (1987); Ramírez (1989); Jaramillo (1994); Aranguren (1998); Estrada (1995, 1999); Roldán *et al.* (2000) y Ramírez *et al.* (2000). Sobre estos trabajos se hará amplia referencia en el capítulo relacionado con embalses.

En cuanto a los estudios sobre estuarios, se han centrado básicamente en la Ciénaga Grande de Santa Marta, donde el Instituto de Investigaciones Marinas (Invemar) ha realizado una serie de trabajos desde la década del setenta sobre fauna y acuicultura. Algunos de estos trabajos son los siguientes: Squires y Riveros (1971); Wiedeman (1973); Kaufmann y Hevert (1973); Cosel (1973, 1978, 1986); Wedler (1973); Jeske (1976); Rentería (1977); Wedler *et al.* (1978); Carmona (1979); Palacio (1983). En el Golfo de Urabá también se han realizado algunos trabajos en la zona estuarina: Escobar (1981) y Llano (1988); sobre estos estudios se comentará ampliamente en el capítulo sobre estuarios.

Desde 1992, época en la cual en Colombia se publicó la primera edición de este libro, el desarrollo de la limnología en Colombia ha sido verdaderamente prolífico: Sánchez *et al.* (2001) realizan un estudio sobre el Alto Magdalena; De la Rosa y Barbee (1994) publican una guía para los organismos de agua dulce en Costa Rica; En el campo de los macroinvertebrados vale la pena consultar los trabajos de De Gaviria (1993*a*, *b*), Rocha (1994), De la Rosa y Barbee (1994), Zamora y Rösler (1995, 1997), Roldán (1997, 1999), Quiñónez

y Ramírez (1998), Caicedo y Palacio (1998), Muñoz y Ospina (1999), Gómez y Velásquez (1999), Aristizábal (2000), Roldán (2003), Campos (2005). Un avance importante ha sido el de los estudios en la Amazonía colombiana, de los cuales los más significativos son los de Duque y Núñez (1997), Núñez y Duque (1998), Viña y Duque (1999), Duque (2000), Sala *et al.* (1999), Guisande *et al.* (2000). Entre los estudios limnológicos están los de Ramírez (1995), Donato-Rondón *et al.* (1996), Asprilla *et al.* (1998), Guerrero (1998), Posada *et al.* (2000), Sierra y Ramírez (2000), Ramírez *et al.* (2000, 2001), Roldán *et al.* (2000), Donato-Rondón (2001), Sánchez *et al.* (2001), Roldán (2002). En el campo de las algas se destacan los trabajos de Ramírez (1996), Duque y Nuñez (1997), Nuñez y Duque (1998), Sala *et al.* (1999), Viña y Duque (1999), Duque (2000). En cuanto a los estudios de zooplancton, están Gaviria (1994) y Sánchez y Ramírez (2000). Ramírez y Viña (1998) publican el libro *Limnología colombiana*, el cual hace aportes a su conocimiento y estadísticas de análisis. Ramírez (2000) publica un libro sobre aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios del fitoplancton de agua dulce colombiano. Roldán *et al.* (2001) hacen un estudio limnológico del Parque Piedras Blancas, Antioquia, Colombia.

Roldán y Ruiz (2001) describen el desarrollo de la limnología en Colombia, el cual fue publicado en el volumen 3 de la Asociación Internacional de Limnología (SIL). Roldán (2003) publica un libro sobre la bioindicación en Colombia, usando los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua y en que propone la metodología del BMWP para Colombia.

2

El ecosistema acuático

El agua

La vida surgió en el agua y esta es esencial para el mantenimiento de todo tipo de vida en nuestro planeta. Ningún proceso metabólico ocurre sin su acción directa o indirecta. El agua disuelve rocas, erosiona terrenos y arrastra sedimentos a lagos, ríos y al océano. Cubre el 71% de la superficie de la tierra y es el medio natural para muchas formas de vida. La interacción entre el agua y la atmósfera constituye el principal factor determinante del clima. El ecosistema acuático, al igual que el terrestre, es el resultado de la interacción entre el agua, la atmósfera, la tierra y los organismos vivos (véase figura 2.1).

Propiedades físicas del agua

En principio puede decirse que una propiedad que no llama la atención a causa de su cotidianidad, es el hecho de ser líquida a temperatura ambiente. Otra de sus propiedades físicas más importantes es el *alto calor específico*, el cual es una medida de su capacidad para absorber calor del ambiente. Se define como la cantidad de calor requerida para aumentar en 1 °C la temperatura de 1,0 g de agua. El agua pura tiene un calor específico de 1,0, el cual es el más alto, comparado con el de otras sustancias comunes como: el agua de mar, 0,93; el lodo 0,60; la arcilla húmeda, 0,33; la roca sólida, 0,20 y el cobre, 0,09.

El alto calor específico del agua hace que retenga el calor absorbido por un largo período o que requiera mucho calor para elevar su temperatura, lo que garantiza, a los seres vivos, una estabilidad térmica amplia y segura para su supervivencia. Si la vida, tal como la conocemos, hubiese dependido de un líquido con un calor específico bajo no se habría desarrollado en nuestro planeta. De igual manera, esto hace que los cambios climáticos sean lentos y poco bruscos.

La cantidad de energía calórica absorbida al cambiar el agua de líquido a gas se denomina *calor latente de evaporación*, y la cantidad de la misma energía liberada al cambiar de sólido a líquido se denomina *calor latente de fusión*. El de evaporación a 100 °C es de 540 cal / g; esto quiere decir que el agua requiere más de cinco veces la energía necesaria para evaporar una cantidad determinada en su punto de ebullición sin cambiar su temperatura, como ocurre cuando se eleva de 0 a 100 °C. El calor latente de fusión del agua a 0 °C es 79,7 cal / g; o sea que el calor necesario para derretir una cantidad determinada de hielo a 0 °C, sin cambiar su temperatura, es suficiente para elevar la temperatura de la misma cantidad de agua de 0 °C a más del doble de la temperatura del cuerpo humano, que es 37 °C.

Otra propiedad física del agua es la *densidad* o masa por unidad de volumen. La relación entre la temperatura y la densidad

es poco usual, pues cuando el agua se enfría alcanza su máxima densidad a los 3,94 °C; si llega al punto de congelación (0 °C) se expande y a causa de arreglos intramoleculares, el hielo flota (véanse figura 2.2 y tabla 2.1).

Si el agua en estado sólido fuera más densa se iría al fondo de los lagos y ríos, aplastando los organismos acuáticos durante el invierno en las zonas templadas. La densidad del agua puede aumentar con la concentración de sales, hecho que favorece la estratificación química del agua (o *meromixis*).

El agua es un líquido relativamente viscoso. La *viscosidad* está en función de la temperatura y de la concentración de sales disueltas. Sin embargo, la temperatura ejerce una mayor acción sobre la viscosidad del agua que la salinidad. La tabla 2.2 muestra cómo a medida que la temperatura aumenta, disminuye la viscosidad del agua; así, el agua a 30 °C es aproximadamente 66 veces menos viscosa que a 0 °C. Esto tiene un significado ecológico importante para los organismos acuáticos como el plancton, el cual se puede hundir más rápidamente en aguas cálidas que en frías. Lo anterior quiere decir que los organismos planctónicos de lagos tropicales que se mantienen a temperaturas superiores a 25 °C deben poseer adaptaciones morfológicas o fisiológicas que les permitan permanecer más tiempo en la parte superior del agua, que los de zonas templadas.

Otra característica del agua es su alta tensión superficial, la cual es mayor con relación a otros líquidos naturales, excepto el mercurio. A causa de esta característica, el polen y el polvo flotan en el agua y los "hemípteros patinadores" pueden desplazarse a gran velocidad sobre su superficie sin hundirse y tomar el oxígeno del aire. La alta tensión superficial del agua

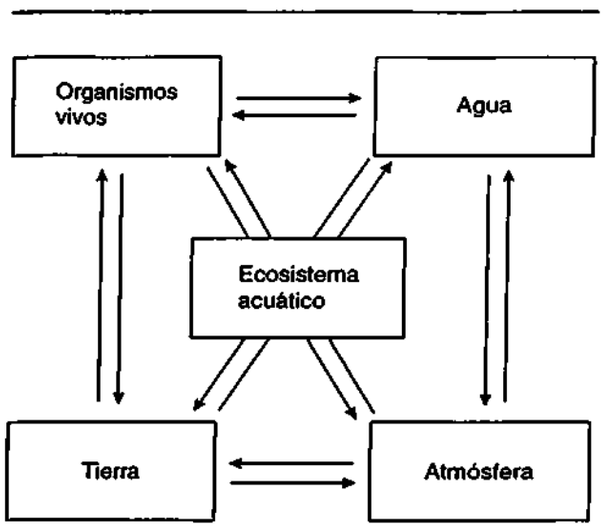


Figura 2.1 El ecosistema acuático, al igual que el terrestre, es el resultado de la interacción de todos sus componentes y no de algunos en particular

Fuente: modificada de Clapham (1973).

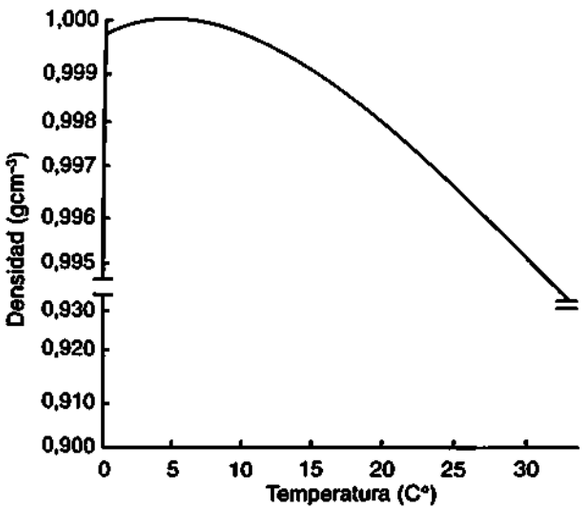


Figura 2.2 Relación entre temperatura y densidad del agua pura

Tabla 2.1 Variación de la densidad del agua con la temperatura

Densidad (gm^{-3})	*Temperatura (°C)*
0,917	0 (estado sólido)
0,999	0 (estado líquido)
1,000	4
0,999	10
0,997	25
0,958	100

Tabla 2.2 Influencia de la temperatura en la viscosidad del agua

Temperatura (°C)	*Porcentaje de viscosidad*
0	100,0
5	84,8
10	78,7
15	63,7
20	56,0
25	49,8
30	44,7
35	40,3

Fuente: tomada de Schwoerbel (1971).

permite, además, que los suelos retengan una apreciable cantidad mediante la atracción capilar, poniéndola a disposición de las plantas terrestres.

La tensión superficial del agua decrece con el aumento de la temperatura y con la cantidad de sustancias en ella disueltas. La presencia de ácidos húmicos y de cantidad excesiva de algas reduce notablemente la tensión superficial. De forma artificial, el hombre está hoy día disminuyendo la tensión superficial de esta con el uso de los detergentes. Esto no solamente causa problemas a los organismos del *neuston* (que viven en la superficie del agua), sino que también provoca su desoxigenación a niveles peligrosos para su vida.

El agua posee, además, una alta capacidad para solubilizar compuestos orgánicos e inorgánicos; por ello, 1. tiene concentración variable de sales disueltas; 2. los organismos, especialmente los autotróficos, pueden absorber nutrientes por toda la superficie corporal, y 3. los organismos son hipertónicos con relación al medio y surgen adaptaciones para mantener el equilibrio osmótico entre los líquidos internos y el medio. El agua, además, presenta gradientes verticales y horizontales de luz, temperatura, nutrientes y gases que afectan también la distribución de los organismos. Su alta capacidad *buffer* evita cambios bruscos de pH que afecten la vida acuática.

La molécula del agua

El agua es un compuesto formado por moléculas covalentes, en las cuales un átomo de oxígeno (O) comparte dos electrones con dos átomos de hidrógeno (H). En el agua, el átomo de oxígeno está unido a los dos átomos de hidrógeno (H—O—H), formando un ángulo de 104,5°; la distancia del centro del átomo de oxígeno a cada átomo de hidrógeno (O—H) es de 0,958 Å (véase figura 2.3). La nube eléctrica que resulta de esta unión covalente es atraída por el átomo de oxígeno a causa de su electronegatividad, dejando una carga parcialmente negativa; por tanto, el átomo de hidrógeno que ejerce una menor atracción sobre la nube electrónica permanece con una carga parcialmente positiva. Este fenómeno es lo que hace que la molécula del agua sea parcialmente polar.

El agua es un líquido organizado y sus moléculas tienen una configuración definida. La asociación de moléculas unidas por puentes de hidrógeno formando agua líquida, hielo o vapor, hace que el agua sea muy versátil (véase figura 2.4). La oxidación y la hidrólisis ocurren, por ejemplo, cuando se rompen los enlaces entre el hidrógeno y el oxígeno. Los procesos de derretido del hielo y de evaporación del agua tienen lugar cuando las fuerzas de atracción entre las moléculas se rompen sin afectar químicamente la molécula.

Sin embargo, las variaciones de temperatura del agua cambian las distancias intermoleculares. El aumento, por ejemplo,

incrementa la agitación de las moléculas, lo que hace que se rompan los puentes de hidrógeno. Cuando el hielo se derrite, se incrementa la ruptura de los enlaces y disminuye la distancia intermolecular; el resultado es un aumento en la densidad del agua. Dado que el agua es 775 veces más densa que el aire, los organismos desarollaron adaptaciones morfológicas y fisiológicas para moverse en este medio. Este valor llega a su máximo a los 4 °C; por encima de esta cifra las vibraciones intermoleculares aumentan al igual que las distancias entre las moléculas, tornándose el agua menos densa. Estos cambios de densidad desempeñan un papel crucial en los fenómenos de circulación del agua en los lagos y en su productividad.

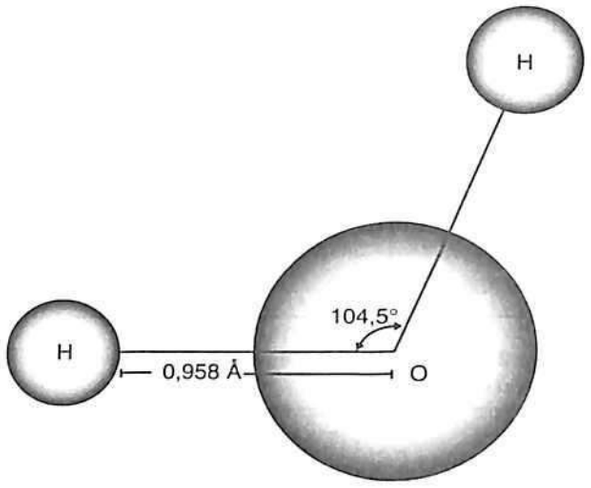


Figura 2.3 Esquema de la unión covalente entre un átomo de oxígeno y dos de hidrógeno para formar una molécula de agua

Finalmente, hay que decir que el agua no es un simple agregado de átomos de hidrógeno de peso 1 y de oxígeno de peso 16. El agua también contiene sustancias isotópicas observadas cuando dos átomos de deuterio (^2H) se combinan con uno de oxígeno para formar *agua pesada*. También existen en agua pequeñas cantidades de moléculas isotópicas. en las cuales el ^{17}O y el ^{18}O reemplazan al ^{16}O; igualmente, existen pequeñas cantidades de tritio (^3H). La presencia de estos isótopos y su proporción en los restos de los organismos formados en un lago a lo largo del tiempo geológico, permiten una estimación de las temperaturas de esas épocas.

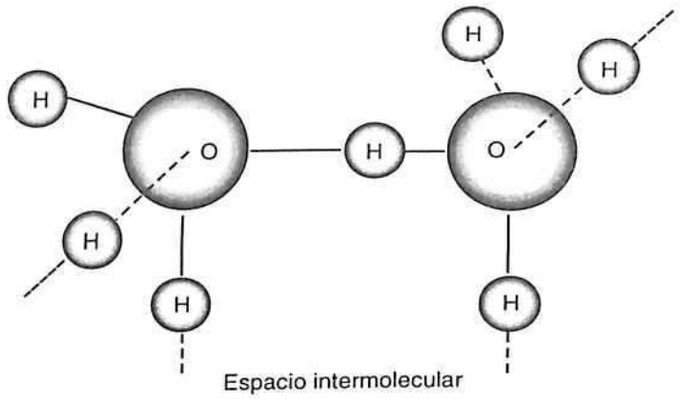


Figura 2.4 Dos moléculas de agua unidas por puentes de hidrógeno. Los enlaces químicos que unen dos átomos de hidrógeno con uno de oxígeno están representados por las líneas continuas; los enlaces de hidrógeno están representados por líneas intermitentes.

La técnica se basa en la dependencia de la temperatura del fraccionamiento de los isótopos de oxígeno en el sistema dióxido de carbono-agua-carbonato. La diferencia medida en la relación entre ^{18}O y ^{16}O, entre el carbonato fósil y el contemporáneo, es el resultado de cambios tanto en la temperatura como en la composición de los isótopos del agua.

Estructura y funcionamiento del ecosistema acuático

Por definición, el *ecosistema* es una unidad ecológica de carácter convencional y disipativo en la cual un grupo de organismos interactúa entre sí y estos con el ambiente. En limnología, un lago es el ejemplo por excelencia para discutir y analizar los componentes del ecosistema acuático, las partes físicas, químicas y biológicas que lo constituyen y la manera como se transforman en él la materia y la energía, en concordancia con los postulados termodinámicos característicos de un sistema abierto. En un lago existen igualmente un número variado de hábitats a los cuales viven asociados los distintos grupos de organismos, que en último término forman las cadenas y tramas alimenticias cuya abundancia y complejidad están determinadas por el estado trófico del lago.

La estabilidad y productividad de la vida en un lago están determinadas por una red compleja de factores que van desde la penetración de la luz, su origen geológico, su morfología y su posición latitudinal, hasta el efecto que el hombre ejerce sobre él a causa de las prácticas culturales que realiza en su área de influencia. Rawson (1939), limnólogo canadiense, construyó un diagrama que muestra la variedad de factores que interactúan para dar al lago cierto carácter y determinar su biota y su productividad (véase figura 2.5). A pesar de que el diagrama de Rawson fue propuesto en 1939, aún conserva importante vigencia, en especial en lo relacionado con el efecto creciente del hombre sobre el ambiente (por ejemplo: industria, agricultura y efecto sobre el clima global en la biosfera).

Balance del agua en la naturaleza

El mantenimiento de los ecosistemas acuáticos depende de un adecuado balance entre el agua que entra a través de la precipitación, la escorrentía, los nacimientos subterráneos, los afloramientos superficiales, las infiltraciones en el terreno y los procesos de evapotranspiración. Cada uno de estos procesos de ganancia y pérdida de agua varía geográfica y estacionalmente y depende del clima de la región.

La distribución del agua en los continentes depende del ciclo hidrológico, en el cual la excesiva evaporación de los océanos se equilibra con la precipitación sobre la tierra. Pero todas las regiones de la tierra no presentan los mismos niveles de precipitación; la configuración geográfica cerca al mar, el régimen de vientos y la altura sobre el nivel del mar, ocasionan diferencias muy marcadas. La costa Pacífica colombiana, por ejemplo, presenta una de las precipitaciones más altas del mundo (8.000 y 12.000 mm de lluvia en promedio anual), a causa de que el aire húmedo y cálido proveniente del océano Pacífico choca contra la cordillera Occidental, descargando toda la humedad en forma de lluvia. En cambio, la costa Atlántica va siendo cada vez más seca en dirección noreste por la ausencia de cadenas montañosas y a la acción de los vientos alisios; por ello, el extremo norte de la Guajira es un desierto.

Lagos de regiones donde la precipitación iguala o excede la evapotranspiración por lo regular contienen pocos sólidos disueltos, lo cual es una característica de los ecosistemas acuáticos localizados en la selva húmeda tropical. En cambio, lagos localizados en regiones semidesérticas, donde la evapotranspiración excede la precipitación, son por lo regular hipersalinos, a causa de la acumulación de nutrientes en un medio que cada vez pierde más volumen de agua. La salinidad de algunos lagos también depende de la naturaleza del terreno y afloramientos de fuentes subterráneas con alto contenido de sólidos disueltos.

El ciclo hidrológico

Consta de tres fases principales: precipitación, evaporación y escorrentía (véase figura 2.6). La *precipitación* representada por el agua, lluvia o nieve, sobre el mar, realiza un ciclo

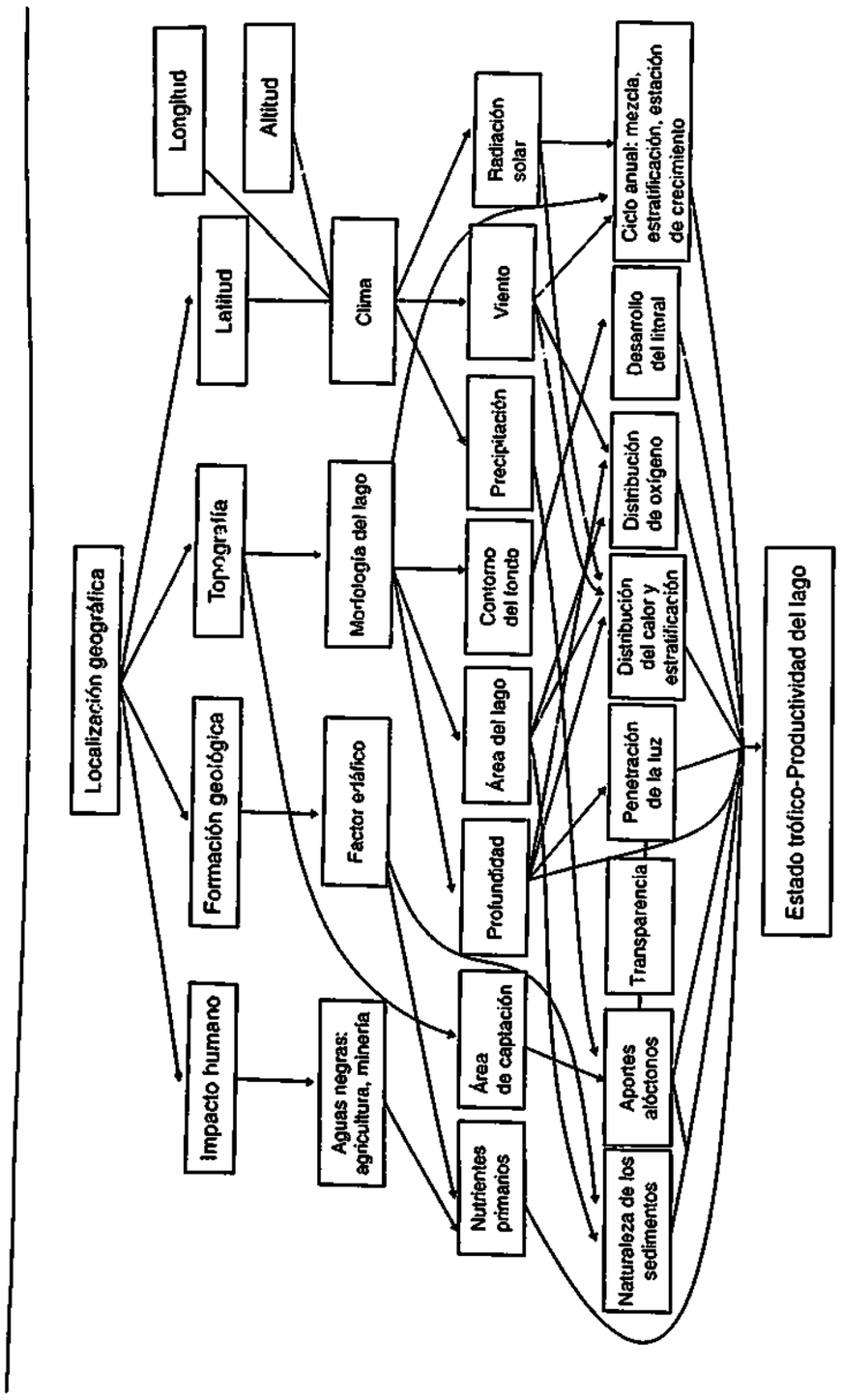


Figura 2.5 Interacción de los factores que determinan la composición, la distribución, la cantidad de biota, la tasa a la cual los nutrientes son neutralizados y la profundidad general del lago

Fuente: tomada de Rawson (1939).

corto; es decir, el agua que se precipita simplemente se evapora de nuevo. En cambio, la mayoría del agua que se precipita sobre la tierra, pasa primero por una serie de estados intermedios antes de retornar nuevamente a la atmósfera. Así, parte del agua es tomada por las plantas, las cuales la retienen para sus procesos metabólicos y luego la van liberando lentamente mediante la evapotranspiración. Los animales también toman parte del agua, liberándola luego por medio de la orina, la transpiración y la respiración. Otra parte del agua lluvia queda retenida en los lagos y la tierra, de donde retorna gradualmente a la atmósfera mediante evaporación, mientras que va a los ríos y finalmente al mar, aunque en su recorrido una porción retorna al aire a través de la evaporación. Finalmente, parte del agua se infiltra en el terreno y allí puede permanecer por días, meses o años como agua subterránea.

El total de agua sobre la tierra se aproxima a $1{,}36 \times 10^{18}$ m³, de los cuales cerca del 98% corresponde a los océanos (Wilson, 1983 y Lencastre y Franco, 1984). El resto del agua lo representan hielo, ríos, lagos y depósitos subterráneos. Es una paradoja que el agua disponible para el hombre de manera inmediata (lagos y ríos principalmente, y de forma parcial el agua subterránea) represente solo cerca del 0,014% del total del agua del planeta.

Los problemas de contaminación causados por el hombre a sus fuentes inmediatas de agua no solo acaban la vida en estos ecosistemas, sino que ponen en peligro su salud y agravan los problemas económicos de la sociedad, al tener que transportar agua desde lugares cada vez más lejanos e invertir en costosos tratamientos de la misma.

Finalmente, el proceso de *escorrentía* o agua que corre sobre la superficie del terreno es algo que merece especial atención, pues al mismo tiempo que es una valiosa reserva de agua en zonas protegidas por vegetación, también constituye una amenaza en áreas deforestadas, especialmente en aquellas muy pendientes.

Cuando el agua de precipitación es absorbida por el suelo puede almacenarse o moverse por gravedad a regiones más bajas siguiendo varias rutas. Si el terreno es profundo y permeable, el agua puede moverse verticalmente hasta la zona de saturación y luego dirigirse hasta el canal más próximo. La tasa de flujo es, por lo general, lenta, y sigue caminos muy largos; por tanto, el agua subterránea constituye la base para el mantenimiento de las corrientes durante los períodos de pocas lluvias.

Si el suelo es poco permeable, el recorrido del agua será menor y muy superficial, lo que tiene gran incidencia en regiones de mucha pendiente y valles de suelos poco profundos y pobres.

Cada uno de estos procesos de escorrentía responde a diferentes variaciones en topografía, tipo de suelo, cantidad de precipitación, clima, vegetación y uso de la tierra. Por tanto, el proceso de flujo del agua de escorrentía controla el volumen, la periodicidad y las características químicas de los lagos y ríos que las reciben; también se filtra y percola hasta los manantiales.

Balance del agua en el ámbito mundial

El balance global del agua refleja que, en el mar, se evapora más agua que la que se precipita; en cambio, en el ámbito continental ocurre lo contrario. La evaporación de los océanos es, por tanto, la fuente fundamental del agua en los continentes.

Suramérica es la región del mundo que dispone de la mayor cantidad de agua líquida, cerca del doble por área con relación a los demás continentes. Sin embargo, las modificaciones que el hombre está haciendo en el ambiente, especialmente con la destrucción de la selva amazónica, pueden traer alteraciones en el balance del agua y en el clima de magnitudes aún no suficientemente evaluadas.

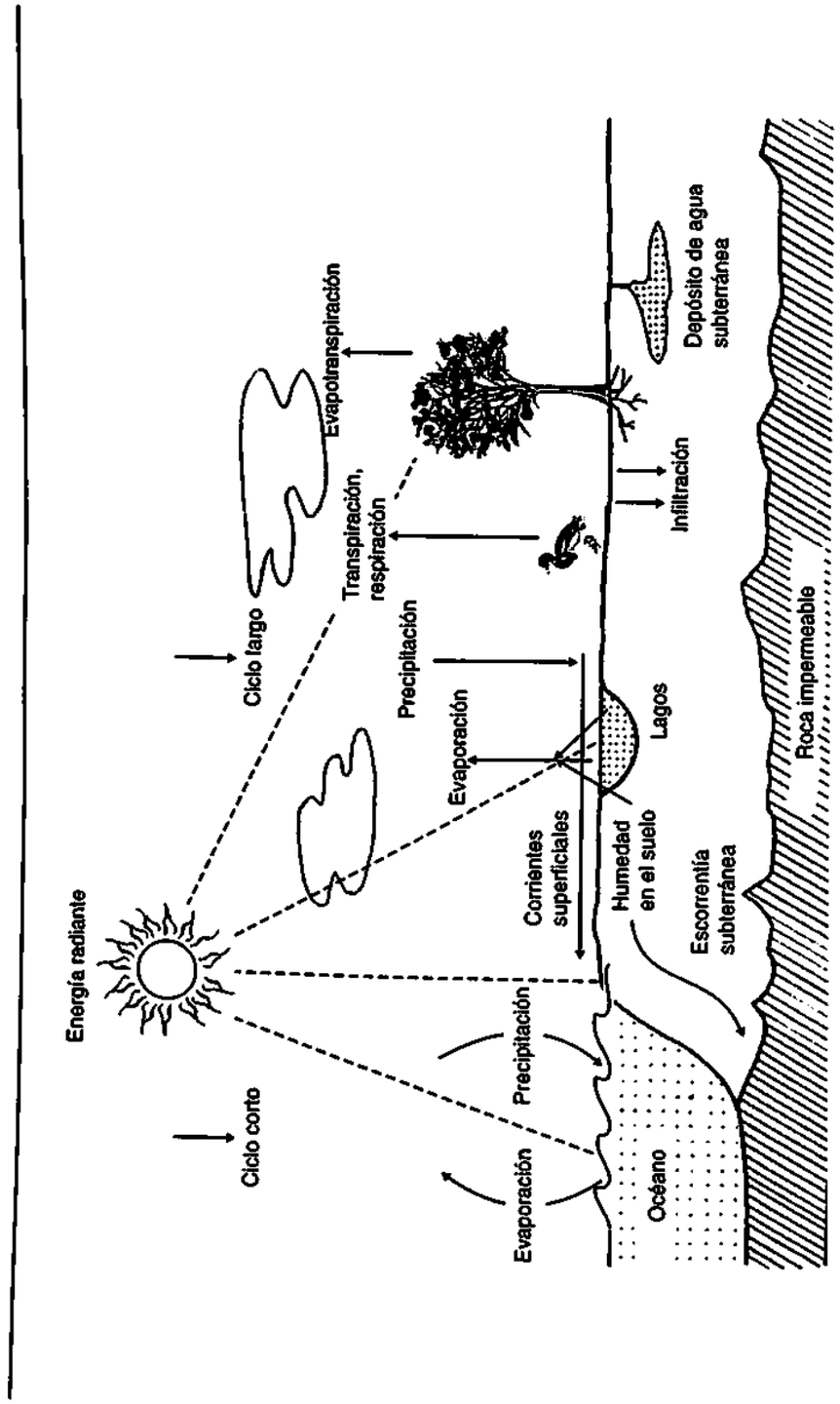


Figura 2.6 Principales rutas seguidas por el agua en el ciclo hidrológico
Fuente: modificada de Cole (1983).

Zonación en un lago

Interfase aire-agua

Es una zona habitada por comunidades neustónicas y pleustónicas. Esta zona es la puerta de entrada de la luz y los gases al medio acuático.

La región "costera" o riparia

Es un humedal típico que cubre no solo la zona eulitoral, sino también una parte considerable del área litoral. Ha sido analizada en su mayoría en lo referente a macrofitas y organismos asociados a ellas. Es una zona productora de detritos de origen tanto alóctono como autóctono (véase figura 2.7).

Los detritos alóctonos se originan en el mantillo que cae transportado por el aire. Es la porción que mayor atención ha recibido. Son muy importantes en ríos, pero menos en lagos, especialmente en los eutróficos; pueden ser significativos en los oligotróficos y en los eutróficos pequeños con una zona riparia extensa. La zona riparia puede ser una importante fuente de elementos para la zona litoral, donde estos se acumulan (véase tabla 2.3).

El detrito autóctono, originado en las macrofitas emergentes y sumergidas, se acumula en las orillas e incrementa la reserva de detritos proveniente de la acción del oleaje. La mayoría de estas macrofitas son emergentes y se encuentran en la zona costera. El oleaje fracciona inicialmente la biomasa muerta tanto de las macrofitas emergentes como de las sumergidas.

La entrada de detritos en zonas templadas varía estacionalmente: los detritos alóctonos de origen terrestre se acumulan principalmente en el otoño, los detritos provenientes de material vegetal duro llegan al inicio de la primavera, y el detrito originado en las macrofitas sumergidas, en el verano y otoño.

La región litoral

Es una región ecotónica; por ello, es un compartimento autónomo con todos los niveles tróficos, gran cantidad de nichos ecológicos y de cadenas alimenticias de herbivoría y de detritos, y por ende, con mayor diversidad.

La fuente de energía de la cadena ali-

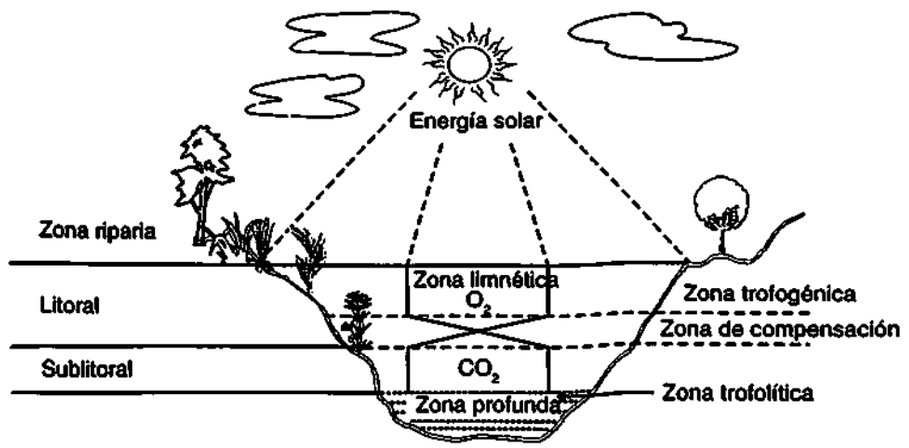


Figura 2.7 Zonas principales en las cuales se divide un lago

Tabla 2.3 Peso seco de la litera caída y cargas de nitrógeno (N) y fósforo (P) que entran a tres lagos (entrada anual)

Lago	*Kgha^{-1} de superficie del lago*			*Kgha^{-1} de superficie litoral*		
	Peso seco	*N*	*P*	*Peso seco*	*N*	*P*
Mikolajskie	15,22	0,18	0,01	101,45	1,22	0,07
Majcz W.	10,34	0,12	0,01	24,32	0,29	0,02
Glebokie	37,84	0,45	0,03	194,57	2,34	0,14

Fuente: tomada de Piezýnska *et al.* (1984).

menticia de detritos es la biomasa muerta, originada en macrofitas y en hojas provenientes de la zona costera. Constituye la principal fuente de energía en esta región del ecosistema acuático y es realizada fundamentalmente por los macroinvertebrados acuáticos. Es además la principal fuente de detritos disueltos (Carbono orgánico disuelto, COD). Esta fuente de COD puede ser igual o mayor a la producida por el fitoplancton. Por el contrario, en la cadena de la herbivoría, la fuente de energía es biomasa viva.

La característica principal de esta zona es la alta colonización por microalgas (planctónicas, epipélicas, episámicas, bentónicas, herpetobentónicas, epifíticas, perifíticas, epilíticas, metafíticas), macroalgas, briófitos, pteridófitos y macrofitas acuáticas; estas últimas son el elemento biótico principal en esta zona (véase figura 2.8).

Su tamaño es altamente variable con relación al del lago. Depende de la geomorfología de la cubeta y de las tasas de sedimentación y acumulación; por ello, en algunos casos, esta zona está poco desarrollada y a veces ausente; por ejemplo, en lagos de origen volcánico y en algunas represas y lagos pequeños.

Como la mayoría de lagos del mundo son pequeños y rasos, la zona litoral ocupa una porción considerable de los mismos y desempeña un importante papel en su funcionamiento. Puede variar de año en año y durante el ciclo anual por las fluctuaciones del nivel del agua (véase figura 2.9).

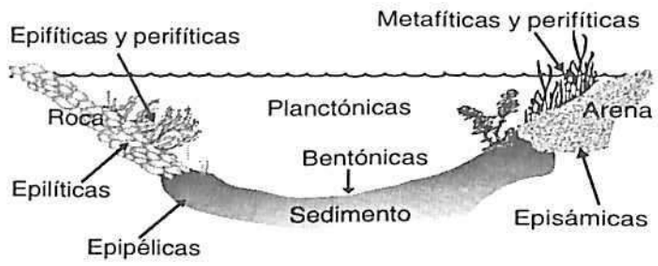


Figura 2.8 Principales comunidades algales asociadas a distintos hábitats en aguas dulces

Fuente: modificada de Wetzel (1983).

Fuentes de detritos en la zona litoral

Los herbívoros y los carnívoros contribuyen con detritos en forma de materia fecal. Los organismos muertos, cuyos datos son más fácilmente obtenibles para vegetación emergente que para la sumergida y que para las algas y animales, son también una fuente importante de detritos en esta zona (véase figura 2.10).

Las actividades antrópicas, como los deportes náuticos, acentúan el daño a los

organismos, principalmente macrofitas, que posteriormente serán fuente de detritos. De igual manera, las fluctuaciones de nivel producen migración en animales, desecación y lavado hidráulico que incrementan la llegada de detritos al cuerpo de agua.

La descomposición es una fuente importante de detritos disueltos. Estudios en sacos sumergidos por 10 días mostraron que la velocidad varía desde 100%, en tejidos de moluscos, a menos del 1% en vegetación de tejidos duros (véase tabla 2.4).

Las menores tasas de descomposición corresponden al mantillo de la zona litoral; por ello, se acumula. Se conoce poco sobre la tasa de descomposición del material orgánico particulado y el material disuelto del mismo tipo en diferentes ambientes (véase figura 2.11).

La tasa de descomposición afecta el tamaño, la estructura, la composición química y el número y tipo de microorganismos asociados a los detritos. Como se mencionó, los detritos son importantes en la formación de las zonas litoral y costera a causa de su acumulación (en la primera) y a la presencia de biomasa en pie muerta (en la segunda). Así mismo, son importantes en la formación del sedimento, sobre todo los detritos finos.

La biomasa en pie muerta desempeña un papel similar al de las plantas vivas como sustrato del perifiton, protección contra las olas y barrera para otro tipo de materiales.

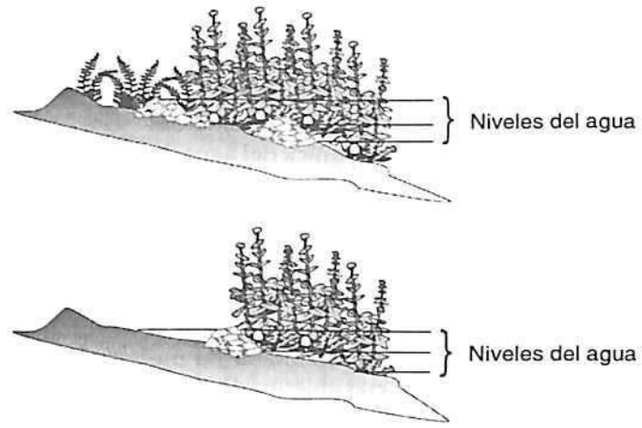


Figura 2.9 Influencia de la fluctuación de nivel del agua, la pendiente y la acumulación de detritos en la configuración de la zona litoral

Fuente: tomada de Pieczýnska *et al.* (1984).

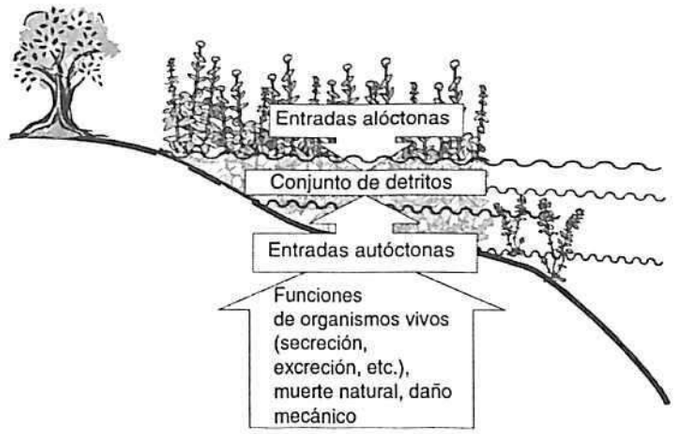


Figura 2.10 Fuentes de detritos en la orilla de los lagos

Fuente: tomada Pieczýnska *et al.*, (1984).

En la zona ecotónica se presenta variabilidad estacional en la entrada de detritos, así como en su tasa de descomposición; ocurren, además, cambios en la acción del oleaje y el nivel del agua. Todos estos sucesos

conducen a que en diferentes períodos el fondo esté o no cubierto por una gruesa capa de detritos (véase figura 2.12).

Las características físicas y químicas de las zonas costera y litoral están determinadas por factores como la naturaleza de las áreas circundantes del lago, la química del agua, la exposición a las olas, la precipitación atmosférica y los vientos, entre otras.

Dado que la eutrofización incrementa la biomasa fitoplanctónica, pero disminuye labiomasa y cobertura de macrofitas de la zona litoral, existe la hipótesis de que cuando el lago recibe una carga incrementada de nutrientes se aumenta el crecimiento de todos los productores hasta un punto en que la luz llega a ser limitante. La baja penetración de la luz está asociada con la intensa producción de fitoplancton; por tanto, la limitación lumínica produce una disminución de las macrofitas sumergidas y el perifiton asociado. Como la luz no es un factor limitante para las plantas emergentes, entonces estas y las algas asociadas crecen profusamente (véase figura 2.13).

Tabla 2.4 Tasas de descomposición de varios organismos.

Material	*Porcentaje de pérdida de peso*	
	Media	*Rango*
Phragmites australis (tallos)	<1	
Alnus sp.	16	10-21
Phragmites australis (hojas)	18	9-23
Salix sp.	20	12-29
Chara rudis	25	10-32
Potamogeton perfoliatus	30	16-43
Potamogeton lucens	33	15-40
Asellus aquaticus	80	77-86
Lymnaea sp.	82	78-87
Theodoxus fluviatilis	86	82-90
Cladophora glomerata	87	80-100
Gloeotrichia echinulata	90	88-100
Dreissena polymorpha	94	90-100

Porcentaje de pérdidas del peso seco después de 10 días de exposición *in situ*

El cálculo para los moluscos se efectuó en el cuerpo sin caparazón

La región limnética o pelágica

Está presente en casi todos los ecosistemas acuáticos. Sus comunidades características son el plancton (bacterias, algas, hongos e invertebrados) y el necton (peces principalmente). Está conformada por: 1. la zona trofogénica, dividida a su vez en fótica o eufótica, donde se lleva a cabo la producción primaria; 2. la zona de compensación, donde la producción es igual al consumo y 3. la zona trofolítica o afótica, en la que ocurre consumo y mineralización de la materia orgánica (véase figura 2.7).

Con base en un fraccionamiento simple, Carmouze (1994) divide esta zona en los compartimentos siguientes (véase figura 2.14):

1. El del C, N y P orgánicos disueltos, simbolizados por COD, NOD y POD. Incluye bacterioplancton, moléculas complejas (sustancias húmicas) que representan material coloidal, así como moléculas simples disueltas(carbohidratos, aminoácidos).

2. El compartimento del C, N y P inorgánicos disueltos, simbolizados por CID, NID y PID. El CID está constituido por CO_2 libre, HCO_3^- y CO_3^{-2}; el NID por NH_4^+, NO_2^-, NO_3^- y N_2 disuelto. Aunque el N_2 es la forma más importante cuantitativamante, no se tiene en cuenta porque no participa en los procesos biológicos. El PID está conformado por $H_2PO_4^-$, HPO_4^{-2} y PO_4^{-3}.

3. El del C, N y P orgánicos particulados (COP, NOP, POP). Corresponde a la biomasa de los organismos y los detritos en suspensión. En estos compartimentos, el material recogido depende de la técnica de muestreo. Para ello, las botellas muestreadoras son impropias, ya que no recogen organismos que posean mayor capacidad de fuga (algunos organismos del zooplancton, por ejemplo). Por tanto, se debe resaltar que gran parte de organismos pelágicos no está incluida en la muestra.

Esta división, basada en fraccionamiento simple, consiste en separar dos partes: una mayor que 0,45 µm es el material se llama convencionalmente *particulado*. Una menor que 0,45 µm, que es el material conocido como *disuelto*. Ambos pueden determinarse usando filtros Whatman GF/C o equivalentes con poros de 0,45 µm.

El fraccionamiento simple justifica una discontinuidad que no existe en la separación de material particulado y disuelto. Por el contrario, existe una progresión entre la transición del material particulado en suspensión y el material verdaderamente disuelto. Por tanto, la separación arbitraria de 0,45 µm es impropia, pues gran parte del material coloidal pasa en la fracción que se denomina disuelta (véase figura 2.14). En esta figura se observa una superposición de material vivo y no vivo, organismos autótrofos y heterótrofos, y compuestos químicos de propiedades funcionales distintas, lo cual se debe a la dificultad de agrupar organismos o material no vivo, orgánico o inorgánico, en compartimentos distintos que aseguren un papel funcional bien definido dentro del ecosistema. Sin embargo, a pesar de esa limitación, obviamente

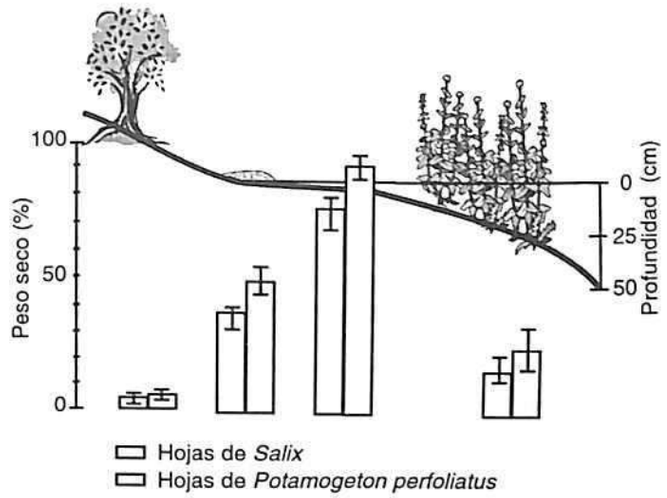


Figura 2.11 Tasas de desaparición de material vegetal expuesto a varios hábitats de la zona costera del lago Mikolajskie (entre julio y agosto). Porcentaje de pérdidas después de 10 días: *a.* emergente; *b.* pilas de juncos; *c.* área pantanosa con pequeños charcos; *d.* cinturón de juncos.

Fuente: tomada Pieczýnska *et al.* (1984).

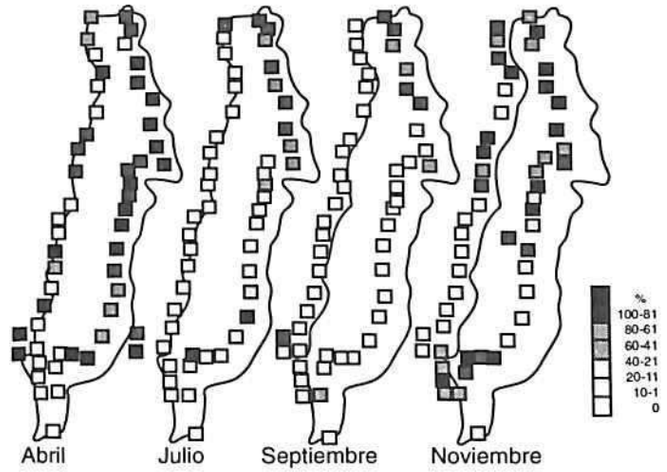


Figura 2.12 Distribución de detritos alóctonos gruesos en el fondo de la orilla del lago Glebokie (50 sitios). Los símbolos indican el porcentaje de la superficie cubierta por los detritos

Fuente: tomada de Pieczýnska *et al.* (1984).

se obtiene una distribución más detallada de los elementos C, N y P dentro del ecosistema por medio de la multiplicación de los compartimentos, lo que permite, sobre todo, relacionar de manera más estrecha las estructuras biogeoquímica y biológica del sistema.

En lo que respecta al material particulado, muestreos realizados con el uso de redes o por succión mediante bombas ofrecen la posibilidad de considerar los compartimentos que faltan para abarcar el estudio de la mayor parte de la comunidad pelágica planctónica.

Para ello, se escogen intervalos de separación de modo que se agrupen, de la mejor manera posible, los organismos que presenten papeles funcionales similares. Dicha selección se basa en observaciones al microscopio o al estereoscopio; por ejemplo, un fraccionamiento hecho con redes de 200, 75 y 25 µm permitiría aislar tres fracciones: mayores que 250 µm, entre 75 y 200 µm y entre 25 y 75 µm. La primera comprende principalmente larvas mayores de crustáceos y copépodos; la segunda nauplios, rotíferos, diatomeas, dinoflagelados, protozoos; y la tercera, algunos rotíferos, protozoos, diatomeas y fitoflagelados. Todas las fracciones incluyen, además, material detrítico.

El plancton de la red de 25 µm puede fraccionarse, pasándolo por filtros de 0,5 y 3,0 µm. La fracción entre 3 y 25 µm representará el nanoplancton; la fracción entre 0,5 y 3 µm el picoplancton; y aquella mayor que 0,45 µm estará conformada por bacterias y algunas cianoprocariotas.

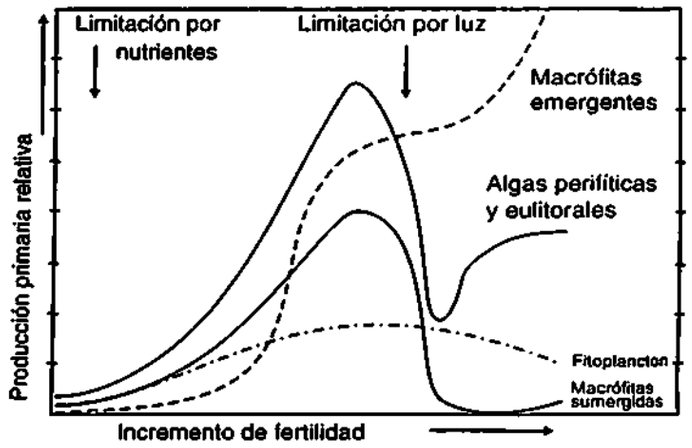


Figura 2.13 Esquema generalizado de las relaciones entre la producción primaria de las macrofitas emergentes y sumergidas, las algas perifitas y eulitorales y el fitoplancton en un lago hipotético con fertilidad incrementada

Fuente: tomada de Wetzel & Hough (1973).

La región profunda o bental

Se caracteriza por la ausencia de organismos fototróficos, por lo que es una zona totalmente dependiente de la producción de materia orgánica en las regiones litoral y limnética. Sus comunidades principales son los macroinvertebrados acuáticos, cuya diversidad y densidad dependen de la concentración de alimento disponible y de la concentración de oxígeno. Predominan entonces los consumidores (producción secundaria) y descomponedores (producción terciaria).

Los consumidores transforman materia orgánica utilizando la energía de los enlaces químicos de las macromoléculas. Los descomponedores, principalmente bacterias, reciclan nutrientes transformándolos en una forma aprovechable para los productores. La concentración de bacterias dependerá de la concentración de alimentos.

División del sedimento superficial. Según Carmouze (1994), en la capa de sedimento superficial se diferencian comúnmente:

1. Los compartimentos del C, N y P orgánicos e inorgánicos disueltos en las aguas intersticiales, similares a los de la columna de agua libre.

2. Los compartimentos del C, N y P orgánicos particulados, representados por la biomasa de organismos bentónicos y el material detrítico sedimentado. El contenido de este compartimento, así como el del correspondiente en la columna de agua, dependen del método de muestreo. En general, el muestreo se realiza de tal manera que la biomasa se limita a la de las algas y los microorganismos, excluyendo los organismos bentónicos de tamaños inferiores.

Cuando el sedimento es colonizado por macrofitas o macroalgas se deben prever compartimentos adicionales de C, N y P relacionados con esta biomasa.

La definición de *compartimentos* representando las formas inorgánicas de N y P asociadas al material arcillo-orgánico (en el orden de NH_4^+ y PO_4^{-3}), presenta un interés evidente, en la medida en que estos compartimentos actúan como una reserva tampón de nutrientes para la columna de agua. Por un lado, amortiguan los incrementos de nutrientes en el medio, oriundos de los aportes directos o la descomposición de la materia orgánica, secuestrando una parte de ellos; y por el otro, compensan los déficit de nutrientes en períodos de alta demanda biológica, liberando parte de estas formas secuestradas. Todos los compartimentos analíticos anteriores, según Carmouze (1994), son una representación desde el punto de vista biogeoquímico (véase figura 2.15).

El *material inorgánico intercambiable* (MII) está constituido por formas iónicas como el amonio y el fósforo soluble reactivo que pueden sustituir a otros iones en el material arcillo-orgánico.

La capa nefeloide está en contacto con el propio sedimento superficial. Los dos últimos compartimentos pueden tener una gran parti-

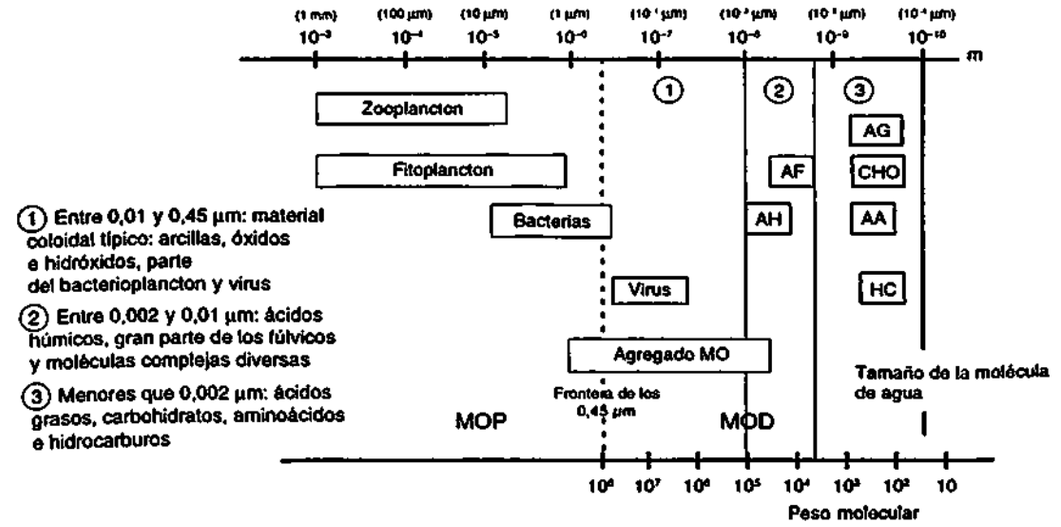


Figura 2.14 Distribución por tamaños del material orgánico menor que 1 mm en un ecosistema acuático

Fuente: tomada de Carmouze (1994).

cipación en los ciclos biogeoquímicos, principalmente en los sistemas poco profundos.

Evolución estructural del ecosistema y circulación de la materia

Hay dos tipos de dinámica: una que se refiere a la evolución estructural del ecosistema, que es una *dinámica externa,* y otra, una *dinámica interna,* que se refiere a la circulación de la materia a través de los diversos compartimentos, especificada por las tasas de reposición en cada uno de ellos (Carmouze, 1994).

Dinámica externa. El tamaño de un compartimento cambia continuamente, controlado por el balance de los flujos de entrada y salida de los propios elementos constitutivos en sus fronteras. Conforme los flujos de entrada superan o no los de salida, el tamaño (o el contenido) del compartimento aumenta o disminuye. Cuando los flujos de salida contrabalancean los flujos de entrada, el tamaño del compartimento se mantiene constante en el tiempo, pese a que su contenido esté en continua renovación. En este caso, se dice que el compartimento del sistema se encuentra en estado de equilibrio dinámico o estado estacionario. Fuera de este equilibrio, el contenido aumenta o disminuye en función del balance neto de los diversos flujos actuantes.

El propio ecosistema, definido por el conjunto de compartimentos, se caracteriza por un régimen de circulación permanente de materia, o por un estado estacionario cuando todos los compartimentos se encuentran simultáneamente en equilibrio dinámico.

Lo expresado constituye una situación teórica, pues el ecosistema difícilmente se mantiene en este estado de equilibrio dinámico por mucho tiempo; por el contrario, evoluciona a causa de un permanente desequilibrio entre los flujos de entrada y salida (Carmouze, 1994).

Dinámica interna. La circulación de materia se superpone a otra que ocurre dentro de cada compartimento y que corresponde a su dinámica interna. Se define por la razón entre el contenido del compartimento y la suma de sus flujos de entrada (o de salida). La cuantificación de esta razón, que representa la tasa de reposición de materia del compartimento, es complicada en la mayoría de los casos, pues el aislamiento de un compartimento es difícilmente realizable. Se deben utilizar técnicas experimentales y escoger un tiempo suficientemente corto para evitar alteraciones en las características del compartimento. En la práctica, los dispositivos experimentales aíslan porciones del ecosistema que contienen varios compartimentos indisociables.

Es más fácil determinar la contribución de un mismo proceso (una actividad biológica bien definida) en la circulación de los elementos biogénicos a través de varios compartimentos que en uno solo.

Tres tipos de métodos, químico, isotópico y bioquímico (o enzimático), se usan comúnmente para evaluar los flujos derivados de las actividades biológicas (Carmouze, 1994).

Factores abióticos

Bajo este término se designan todos aquellos factores ambientales que influyen en la estabilidad y productividad de los ecosistemas acuáticos.

Penetración de la luz solar

La luz que llega a la superficie del agua penetra en ella diferencialmente, de acuerdo con la longitud de onda absorbida. La luz visible se encuentra entre longitudes de onda de 380 y 700 nm, aproximadamente. Las longitudes de onda de mayor penetración en el agua son la azul y la verde; por eso, a medida que se desciende en el agua el color cambia de blanco a azul verdoso (véase figura 2.16). El efecto abiótico más importante de la absorción de la luz en el agua es el calentamiento, y el efecto biótico más importante es la fotosíntesis.

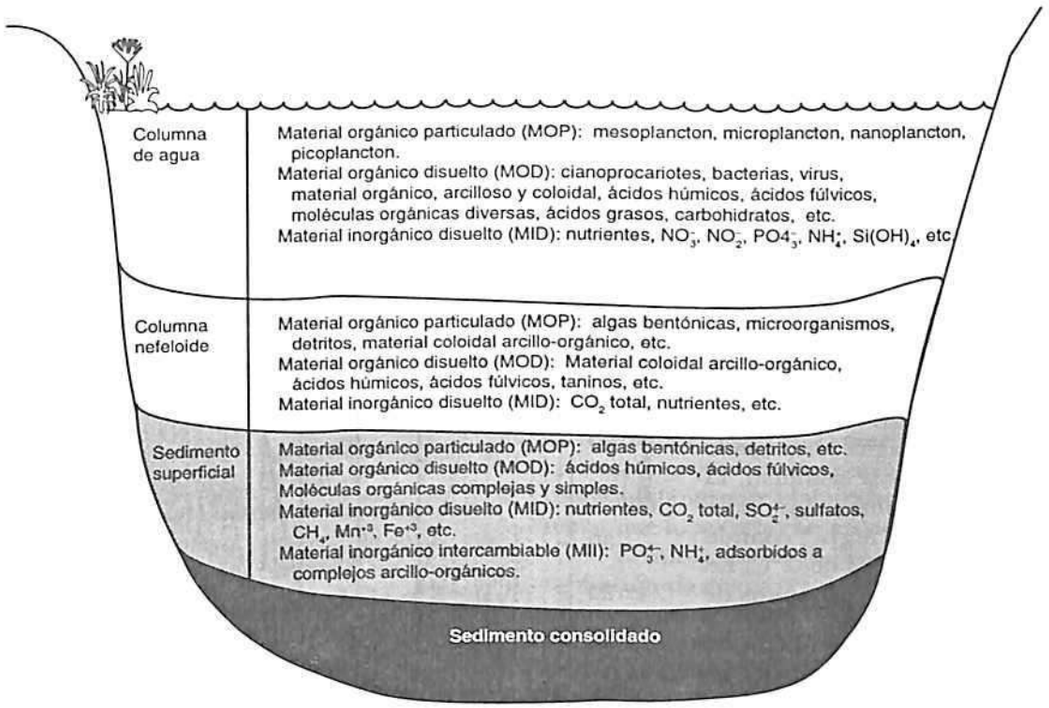


Figura 2.15 Compartimentos para las regiones limnética, nefeloide y del sedimento superficial en un lago

Fuente: modificada de Carmouze (1994).

Existe una profundidad a la cual la luz que llega al ecosistema permite que la tasa de producción sea igual a la de la respiración; este se llama *nivel de compensación.* Por encima de este nivel se encuentran los productores y por debajo los consumidores.

Gases disueltos en el agua

El oxígeno (O_2) y el dióxido de carbono (CO_2) son los gases más importantes en el agua: el primero es producto de la fotosíntesis, y el segundo, de la respiración. Ambos son esenciales para que haya un adecuado balance en el metabolismo global del ecosistema.

La reacción de la *fotosíntesis* es el inverso de la respiración: esta reacción resume la síntesis y el mantenimiento de la materia viva sobre la tierra. Un exceso de fotosíntesis sobresatura de O_2 el sistema acuático, provocando agotamiento del CO_2 y aumento del pH en el agua. Cuando esto ocurre durante el día, se presenta normalmente agotamiento del O_2 y, durante la noche, con un consecuente incremento de CO_2 y una baja de pH a causa del exceso de respiración (véase figura 2.17). Una actividad biológica de esta naturaleza cambia drásticamente la química del agua y es propia de un ecosistema que ha perdido su equilibrio, a causa de la eutrofización o enriquecimiento con materia orgánica.

Variaciones drásticas de O_2 y CO_2 en el ciclo día-noche ocasionan fuerte reducción

de especies e incremento de su productividad. Esto es conveniente para un lago dedicado a la acuicultura, pero inadecuado para el mantenimiento de la estabilidad y la diversidad en un lago natural, o para el adecuado manejo de embalses destinados a la generación hidroeléctrica.

El oxígeno (O_2): constituye el 21% de la atmósfera y se encuentra disuelto en el agua entre 7,0 y 9,0 mgL^{-1}. Su punto de saturación es cercano a los 10,0 mgL^{-1}. La concentración en el agua varía con la temperatura y la salinidad. El agua dulce alcanza saturaciones hasta de 14,0 mgL^{-1} cuando la temperatura es de 0 °C. En el agua de mar los puntos de saturación son menores (véase figura 2.18).

El oxígeno se difunde lentamente en el agua y si no fuera por los procesos de mezcla de las capas de agua superficiales y profundas, a causa del viento y los cambios de densidad, el oxígeno por debajo de la zona eufótica (fotosintética) sería cercano a cero.

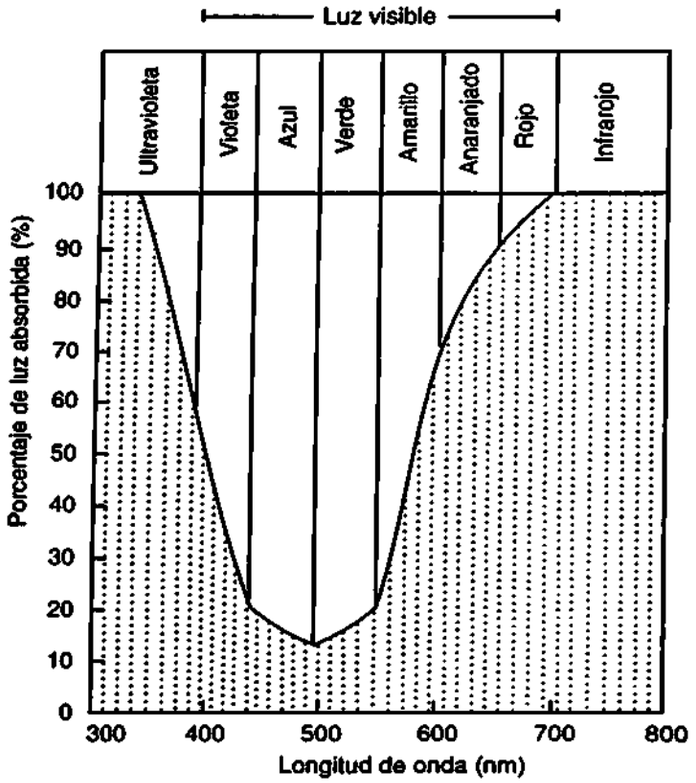


Figura 2.16 Absorción de luz en una columna de agua pura y penetración diferencial de las distintas longitudes de onda

Fuentes: Weil (1970); Clapham (1973).

El dióxido de carbono del agua (CO_2): proviene de la respiración y la oxidación de la materia orgánica.

$$6CO_2 + 6H_2O \underset{\text{Respiración}}{\overset{\text{Fotosíntesis}}{\rightleftharpoons}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2.$$

Ya que el CO_2 en el agua desencadena una serie de reacciones químicas, la variación de su concentración produce cambios en el pH, los cuales, en un medio estable, mantienen la capacidad *buffer* de esta; pero cuando el medio está alterado, los cambios de pH pueden ser limitantes para muchas especies.

Las reacciones básicas que ocurren en el agua con CO_2 son las siguientes:

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3^+$$

$$H_2CO_3 + H_2O \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-,$$

$$HCO_3^- + H_2O \rightleftharpoons H^+ + CO_3^{-2}.$$

Como puede observarse, la reacción es reversible, lo que implica la acción *buffer* en el agua.

Otros gases presentes en el agua son el nitrógeno, el metano y el ácido sulfhídrico. De ellos se hablará en capítulos posteriores.

Sólidos disueltos en el agua

Bajo este nombre se agrupan todos los iones que se encuentran presentes en el agua, como cloruros, sulfatos, bicarbonatos, nitratos, fosfatos y sílice, entre los más representativos. Las concentraciones son muy variables, bien sea por la influencia ejercida a causa de la naturaleza del sustrato, o por efectos de la contaminación doméstica e industrial producida por el hombre. En las áreas industriales, el aire se contamina con óxidos de azufre y de nitrógeno, con fluoruros y otras sustancias, las cuales sirven de núcleo para la formación de gotas de agua que, al caer en forma de lluvia, le alteran la constitución química. La *lluvia ácida* en ciertas regiones altamente industrializadas es un ejemplo de ello.

Las lluvias también erosionan terrenos y arrastran consigo variedad de iones que incrementan su concentración en el agua. Las aguas subterráneas son de igual forma una fuente importante de iones para los ecosistemas acuáticos, entre los cuales están los carbonatos, las sales disueltas de las rocas y el sílice (SiO_2).

Los nutrientes (principalmente nitratos y fosfatos) son responsables de la producción primaria. Su fuente natural es la descomposición de la materia orgánica, la cual al mineralizarse pone de nuevo estos iones a disposición de las plantas y las algas. La contaminación con desechos domésticos y agrícolas es la fuente principal de nutrientes en muchas áreas y la causa más importante de eutrofización en ríos, lagos y embalses, con el consecuente problema de manejo de estos cuerpos de agua. La eutrofización causa graves problemas de desoxigenación en el fondo y acelera el proceso de extinción de los lagos.

Un incremento de sólidos disueltos en el agua, en especial, cloruros, aumenta la salinidad y causa graves problemas de osmorregulación para la mayoría de los organismos acuáticos. Una elevada concentración de sales en el agua está siempre asociada a baja diversidad de organismos. La determinación de la conductividad eléctrica en el agua es una medida de la cantidad de sólidos disueltos, por lo que su medición es de suma utilidad cuando se evalúa la calidad de un ambiente acuático. Los valores normales de conductividad están entre 30 y 60 μScm^{-1} (o $\mu mhoscm^{-1}$). Resultados por debajo de estos valores indican oligotrofia o baja producción, y valores por encima indican eutrofia o alta producción.

El azufre (S) es un elemento abundante en el agua, pero cuando escasea puede ser un factor limitante para la síntesis de ciertas proteínas que lo incorporan en sus moléculas.

El calcio (Ca) es indispensable para la formación de conchas y huesos, pero por lo regular no es un factor limitante en el agua.

El magnesio (Mg), por su parte, es importante para la formación de la molécula de clorofila.

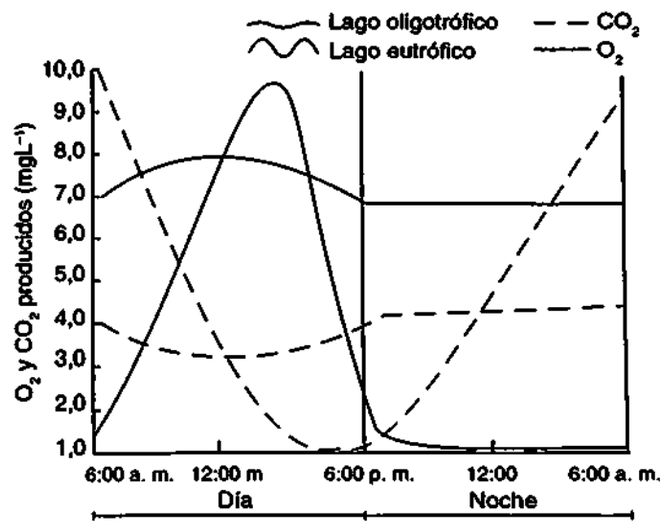


Figura 2.17 Variación de concentraciones de O_2 y CO_2 en el ciclo día-noche en un lago oligotrófico y en uno eutrófico

Tanto el Ca como el Mg determinan la dureza del agua y valores por debajo de 10 mgL^{-1} indican baja productividad; entre 10 y 25 mgL^{-1}, media; y mayor que 25 mgL^{-1}, alta (Ohle, 1934).

El sílice (SiO_2) hace parte de las frústulas de las diatomeas, por lo que bajas concentraciones de este compuesto pueden incidir fuertemente en una baja de productividad primaria en ecosistemas acuáticos.

El hierro (Fe) es un elemento indispensable para la formación de hemoglobina en los animales superiores. Sin embargo, su presencia en el agua causa graves problemas de corrosión en tuberías y maquinaria de las centrales hidroeléctricas cuando se torna anóxica.

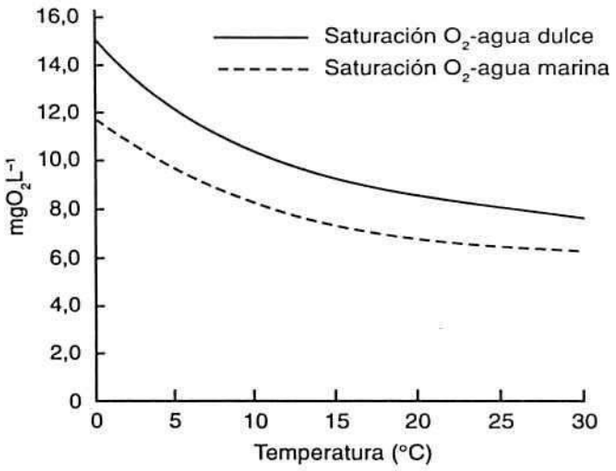


Figura 2.18 Curvas de saturación de oxígeno a diferentes temperaturas en aguas dulce y marina

Factores bióticos

La parte biótica o viva del ecosistema la constituyen todos los organismos que en él viven. estos se dividen en tres grandes grupos: *a. los productores o fotosintetizadores,* constituidos por algas, ciertas bacterias y plantas acuáticas; *b. los consumidores,* a los cuales pertenecen todos los animales acuáticos, desde los protozoos hasta los vertebrados superiores (principalmente peces); y *c. los descomponedores o mineralizadores de la materia orgánica,* a los que pertenecen los hongos y bacterias acuáticas. La acción conjunta de estos tres grupos de organismos determina la productividad y el balance ecológico del ecosistema acuático (véase figura 2.19).

La distribución de la vida en los ecosistemas acuáticos no es uniforme. Existen varias formas o estilos de vida, cada uno relacionado con el lugar (hábitat) en que vive y la función (nicho) que en él desempeña.

Existe una terminología propia para cada lugar que ocupan los organismos en el ecosistema acuático, ya sea que los organismos floten en el agua, se desplacen dentro o encima de ella o vivan sobre el fondo o enterrados en él.

Plancton: son organismos microscópicos, animales y vegetales, que por su tamaño simplemente flotan en el agua y se mueven a merced de la corriente. El término plancton viene del griego y significa: errante. El plancton de origen vegetal o *fitoplancton* es responsable de la mayor parte de la producción primaria en los lagos. Es, pues, la puerta de entrada de la energía lumínica al ecosistema, donde debido a la fotosíntesis se convierte en energía química, representada por la síntesis de carbohidratos, proteínas y grasas. El *zooplancton,* por su parte, está constituido por animales microscópicos, como protozoos, rotíferos y microcrustáceos; por lo regular se alimentan de algas, e inician así la formación de cadenas alimenticias, base de la productividad secundaria en los ecosistemas acuáticos. Existe, además, el *bacterioplancton* conformado principalmente por bacterias.

Necton: pertenecen a este grupo los organismos tan grandes como para nadar libremente en el agua, aun en contra de la corriente. Entre estos se encuentran los peces y ciertos insectos nadadores.

Neuston: son microorganismos (bacterias, algas, protozoos, hongos e invertebrados) que viven en la interfase aire-agua. Los más representativos son los insectos "patinadores" (hemípteros), los cuales permanecen siempre en la superficie del agua, por lo que reciben el nombre de *epineuston*. Otros insectos como los escarabajos "buceadores" y los nadadores

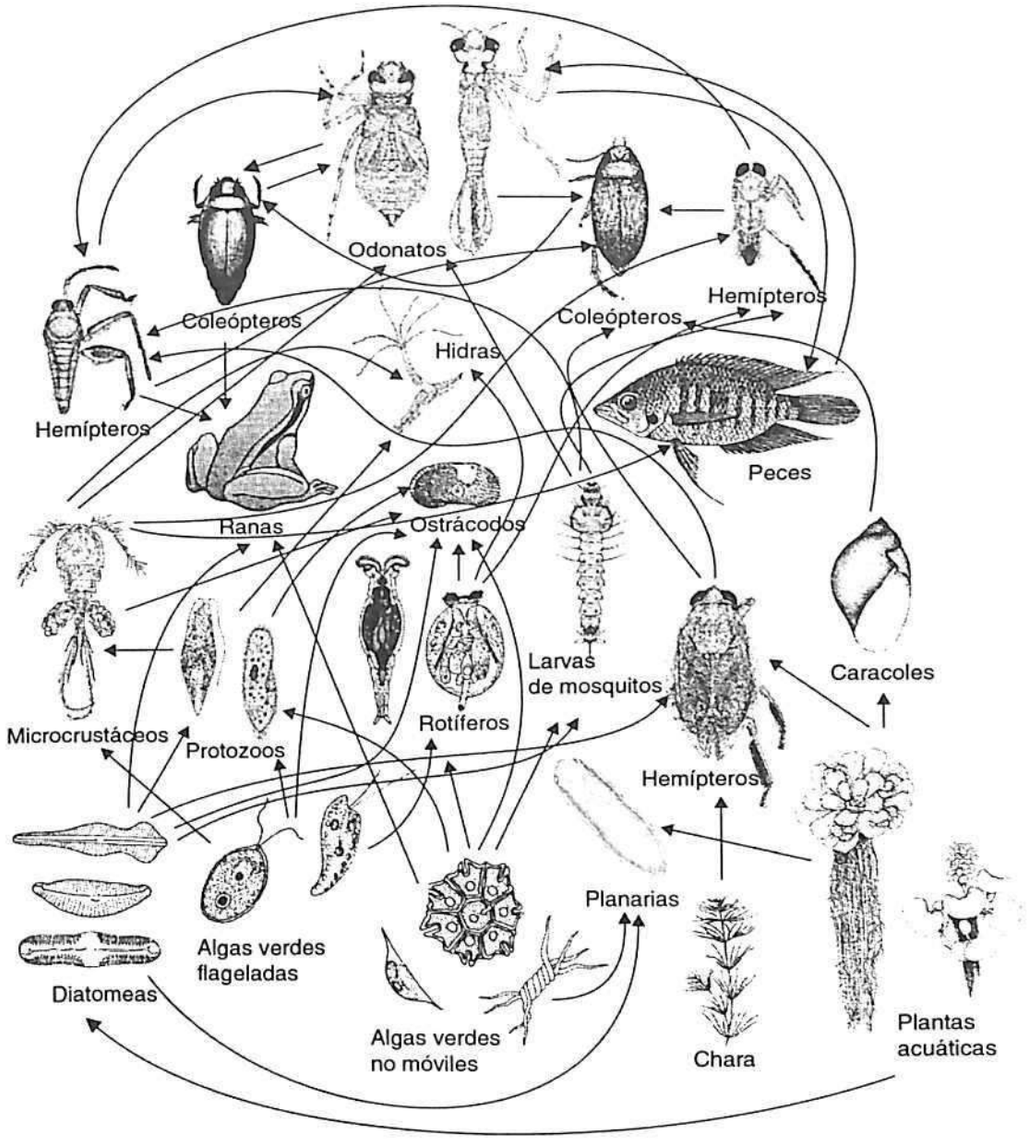


Figura 2.19 Trama alimenticia medianamente compleja en un lago; la dirección de las flechas indica la dirección del flujo de energía

de "espaldas" (hemípteros), pueden también nadar por un tiempo dentro del agua, por lo que reciben el nombre de *hiponeuston*. Estos organismos son abundantes en lagos y remansos de ríos, pero no en aguas rápidas.

Pleuston: comunidad conformada por macroorganismos que flotan y nadan en la superficie, entre los cuales se encuentran larvas de dípteros, coleópteros, hemípteros y plantas flotantes móviles como *Lemna*, *Salvinia* y *Eichhornia*.

Bentos: incluye todos los organismos que viven en el fondo de los ecosistemas acuáticos. El fondo ofrece una gran variedad de hábitat, lo que se refleja en la diversidad de organismos que allí viven. La zona del litoral es la que mayor diversidad de hábitat ofrece. A medida que se va llegando a las zonas más profundas, donde escasean el alimento y el oxígeno, la fauna bentónica va reduciendo en diversidad. Además, los fondos de los lagos, por su naturaleza fangosa, no ofrecen un sustrato adecuado para el desarrollo de fauna bentónica.

Los principales representantes de la fauna bentónica son los turbelarios, los anélidos, los insectos, los crustáceos y los moluscos. Todos estos organismos, junto con el necton, el neuston y el plancton, constituyen complejas tramas alimenticias que son la base de la productividad acuática.

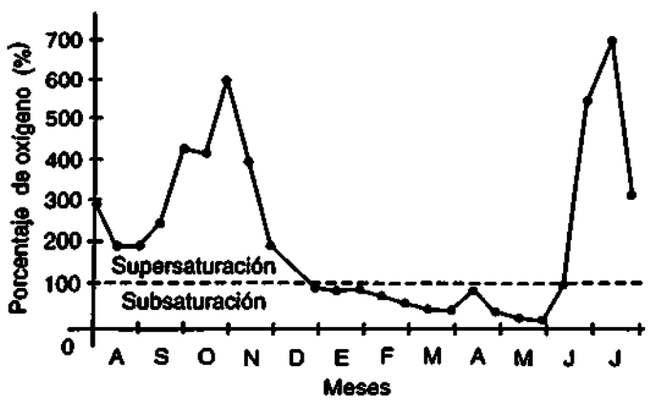


Figura 2.20 Evolución temporal de los períodos de autotrofía y heterotrofía en un lago hipotético

Fuente: tomada de Carmouze (1994).

Metabolismo del ecosistema acuático

Dado que los organismos y el propio ecosistema son estructuras lejos del equilibrio, deben luchar contra la segunda ley de la termodinámica, según la cual *todo sistema tiende a pasar de un estado de mayor organización (menor entropía) a otro de menor organización (mayor entropía)*. Para contrarrestar el desorden, los organismos necesitan un aporte constante de energía, y en el mundo biológico esta forma es la energía química.

Para Odum (1972), el *metabolismo* se refiere al estudio de la estructura y función del ecosistema, es decir, el estudio de la comunidad y su función. Para Carmouze (1994), es el estudio de la evolución continua de la producción de materia orgánica mediante fotosíntesis y biosíntesis, y de la mineralización de la misma por medio de procesos de respiración y fermentación. Es, en definitiva, el metabolismo emergente de la suma de los diversos metabolismos de las comunidades que constituyen la biota.

Según este último autor, en el día, los procesos de producción de materia orgánica predominan sobre los de mineralización; en la noche, ocurre lo contrario.

En un ciclo anual, se presenta una alternancia estacional de períodos de autotrofia y heterotrofia; sin embargo, el balance anual no siempre es equilibrado (véase figura 2.20).

Un *ecosistema autotrófico* es aquel en el que la producción es mayor que la mineralización; por tanto, presenta una *producción neta de materia orgánica*. Además, no requiere contribución externa de esta para mantenerse, ni de una fuente alóctona de nutrientes. Se comporta entonces como un importador y secuestrador de nutrientes y un acumulador y exportador de materia orgánica. En él hay consumo de CO_2 y liberación de O_2 (Carmouze, 1994).

En el *ecosistema heterotrófico* predomina la mineralización sobre la producción; por ello existe una *mineralización neta*. Este sistema requiere contribuciones alóctonas de materia orgánica para subsistir, aunque no es obligatoria una fuente de nutrientes. El sistema se puede considerar como un lugar de autodepuración de materia orgánica y un exportador de nutrientes. En él hay consumo de O_2 y liberación de CO_2 (Carmouze, 1994).

Carmouze (1994) considera que el CO_2 es el mejor indicador del metabolismo del ecosistema, por ser el precursor de la fotosíntesis y el producto final de la degradación de materia orgánica. Pero las producciones y eliminaciones de CO_2 (por fotosíntesis y respiración) no pueden ser evaluadas por medio del CO_2 disuelto, sino debido al CO_2 total, es decir, la suma de todas las formas carbonatadas inorgánicas disueltas. La unidad básica de medición es el día y se expresa como variación diurna o nictemeral. Pueden evaluarse entonces las tasas de producción neta (autotrofia) por la disminución de la concentración de CO_2 o por el aumento de la concentración de O_2; y viceversa para la mineralización neta.

Etapas del metabolismo acuático

Producción. Realizada por todos los organismos que sintetizan materia orgánica: algas, macrofitas y bacterias. Una parte de lo producido se gasta para mantenimiento del propio metabolismo *(producción primaria bruta)*. Otra parte se transforma en biomasa *(producción primaria neta o líquida)*. Este último tipo es la fuente de energía alimentaria para todo el sistema.

La *materia orgánica* son todos aquellos residuos provenientes de animales y vegetales (o de cualquier otro ser viviente) que sufrieron descomposición a tal punto que el material original no se reconoce más.

Los *productores primarios fotoautotróficos* son los que usan energía solar para sintetizar materia orgánica, por ejemplo, sulfobacterias, algas y plantas acuáticas. Los *productores primarios quimioautotróficos* usan energía de las reacciones de oxidación para sintetizar materia orgánica; pertenecen a ellos las bacterias nitrificantes, algunas sulfobacterias *(Beggiatoa* y *Thiothrix)* y las halobacterias. Estas últimas pueden ser aeróbicas o anaeróbicas. Entre las anaeróbicas se encuentran las bacterias verdes del tipo *Chlorobium*, las cuales, durante su fotosíntesis, jamás liberan oxígeno, pues es un veneno para aquellos organismos estrictamente anaeróbicos.

$$CO_2 + 2H_2A + \frac{energía}{luminica} (CH_2O) + H_2O + 2A,$$

donde:

H_2A representa agua o alguna sustancia de la cual se puedan retirar electrones, como sulfuro de hidrógeno, hidrógeno libre y otros compuestos que usan las bacterias fotosintéticas;

$(CH_2O)_n$ simboliza un carbohidrato con CH_2O repetido n veces; y

A es otro elemento.

Consumo. A lo largo de este proceso, los organismos obtienen energía directa o indirectamente a partir de materia orgánica sintetizada por productores primarios foto o quimioautotróficos. Se distinguen: 1. herbívoros, también consumidores primarios; entre ellos están el zooplancton, los peces y los insectos acuáticos; 2. consumidores secundarios o carnívoros, que son microcrustáceos planctónicos y peces; 3. detritívoros, que son aquellos que consumen restos de animales y plantas.

El *detrito* se refiere a las pérdidas de carbono orgánico desde cualquier nivel trófico ocasionadas por factores diferentes a la predación. Incluye materia orgánica disuelta y particulada (Wetzel, 1981, 2001).

Descomposición. Es llevada a cabo por hongos y bacterias que convierten la materia orgánica en sales minerales y agua.

La producción, el consumo y la descomposición son procesos integrados, no aislados, y presentan un alto grado de dependencia. Mientras en los lagos eutróficos predomina la producción, en los oligotróficos existe teóricamente un equilibrio entre producción y consumo de materia orgánica, lo cual indica un alto grado de madurez del ecosistema. En lagos de regiones tropicales predominan el consumo y la descomposición (véase figura 2.21).

Dinámica de las poblaciones y comunidades acuáticas

La *población* se define como un conjunto de organismos de la misma especie. El número de individuos por área o por volumen es un indicador de población en un tiempo dado. El crecimiento de la población y su competencia por los recursos disponibles son aspectos fundamentales en la producción de los ecosistemas acuáticos.

El crecimiento de las poblaciones de organismos muy pequeños, como bacterias, algas y protozoos, puede ser muy rápido y llevarse a cabo en minutos o pocas horas. El tiempo *(t)* que requiere una población para doblar su número bajo condiciones ideales se expresa como *el tiempo de generación* (t_g). Para un crecimiento exponencial en una población de este tipo, el cambio en el número de individuos *(N)*, cuando t tiende a 0, se expresa como la derivada *(d)* de N: $dN/dt = rN$.

La fórmula usada para obtener t_g es:

$$t_g = ln\ 2/r = 0{,}69/r.$$

En la ecuación anterior, r es la tasa de cambio poblacional, la cual puede calcularse a partir de cambios de abundancia *(N)* en el tiempo, como la diferencia entre el logaritmo de los tamaños de las poblaciones al comienzo (N_o) y al final (N_t) del período de crecimiento considerado, dividido por el período de tiempo durante el cual se realizaron las observaciones. La expresión matemática es:

$$r = (ln\ N_t - l_n N_o) / (t - t_o).$$

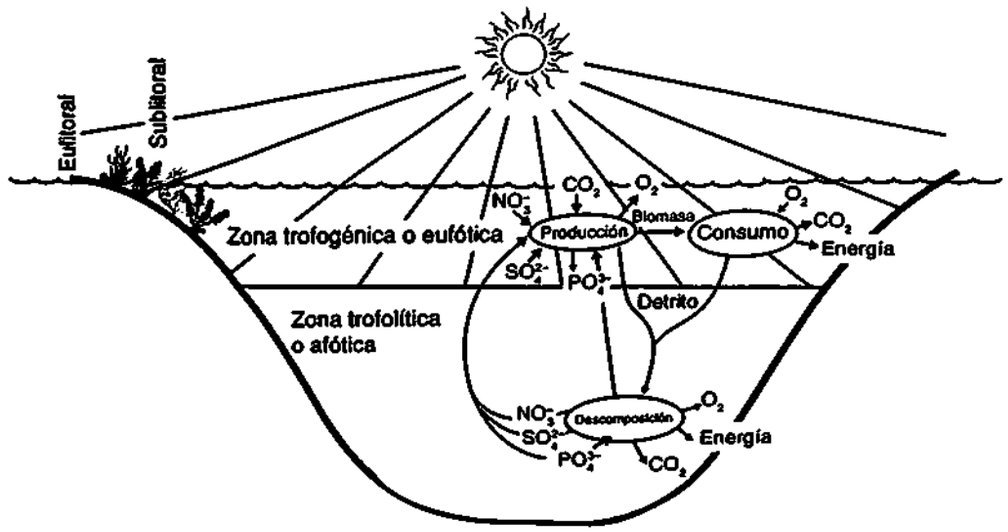


Figura 2.21 Principales etapas del metabolismo en un ecosistema acuático

Fuente: tomada de Esteves (1996).

La expresión anterior proviene de la ecuación integrada $N_t = N_o e^{rt}$.

El factor r es una medida instantánea y relativa de la tasa de crecimiento de la población, en la cual esta se determina en cada intervalo de tiempo.

La variación temporal de la tasa de crecimiento de una población también se puede representar en la ecuación logística, en la cual se incorpora un término para la capacidad intrínseca de una población para crecer y un término correspondiente a las limitaciones dependientes de la densidad y de la competencia por los recursos disponibles. Este tipo de crecimiento se expresa mediante la siguiente ecuación:

$$dN/dt = rN[K - (N/K)]$$
$$= rN[1 - (N/K)].$$

El nivel superior, a partir del cual no puede darse más crecimiento, se denomina asíntota superior de la curva, lo cual se conoce como *capacidad de porte (K)*.

Los problemas relacionados con la dinámica del crecimiento de poblaciones son más complejos de lo que acaba de esbozarse y son muchas las variables que entran en juego. La competencia intra e interespecífica, la depredación, el parasitismo y la competencia por espacio y alimento son, entre otros, los factores que complican su entendimiento y manejo.

Para el limnólogo, quien se encarga del manejo y productividad de los ecosistemas acuáticos, es básico aprender a manejar estas variables , pues de ello depende obtener el máximo rendimiento en programas de aprovechamiento de recursos hídricos naturales o programas de acuicultura intensivos. Mayor información sobre este tema puede consultarse en Hutchinson (1978), Odum (1983), Lampert y Sommer (1997), Hastings (1997) y Gotteli (1998).

3

Los humedales

Hasta finales de la década del sesenta, la caracterización, conservación y uso sostenible de los humedales había sido enfrentada de manera poco coherente y holística. La disponibilidad y calidad del recurso agua usualmente se evaluaba solo en relación con la cobertura vegetal de las zonas de captación de dichas fuentes. Esta apreciación dejaba por fuera el conjunto de ecosistemas conocidos como humedales. Con el fin de enfrentar esta problemática se realizó, en 1971, en Ramsar (Irán), la convención del mismo nombre (ratificada en Colombia por la Ley 357 de 1997), suscrita inicialmente por países de Europa y Asia. Al iniciarse la década del ochenta, la Corporación Internacional para el Estudio de los Humedales y las Aves Acuáticas (IWPB), hoy fusionada dentro de la organización Wetlands International (WI), emprendió acciones para ampliar la cobertura de la convención, fortalecida por la creación de la Organización No Gubernamental (ONG) Humedales para las Américas y del Programa de Humedales de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (UICN). En 1990, cuatro países suramericanos ya eran signatarios Ramsar; los restantes se adhirieron en los siguientes siete años (Naranjo *et al.*, 1998).

Existen varias definiciones de *humedales*, unas más precisas que otras, pero todas ellas muy similares y complementarias entre sí. La Convención Ramsar los define como:

> extensión de marismas, pantanos y turberas o superficies cubiertas de agua, sean estas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda los seis metros.

Además, según esta Convención, forman parte de un humedal sus zonas ribereñas o costeras adyacentes, así como las islas o extensiones de agua marina de una profundidad superior a los 6 m cuando se encuentren dentro del humedal. Considera también que los humedales son ecotonos o tierras de transición entre los sistemas acuáticos y terrestres donde el nivel del agua está en o cerca de la superficie.

Cowardin *et al.* (1979) considera que:

> los humedales comprenden áreas de marismas, pantanos, turberas, aguas naturales o artificiales, estancadas o en movimiento, ya sean dulces, salobres o saladas. Se incluyen dentro de los humedales los ambientes acuáticos cuya profundidad no exceda los seis metros.

Según Bravo y Windevoxhel (1997), en una definición adoptada para Costa Rica:

> los humedales son ecosistemas con dependencia de regímenes acuáticos, naturales o artificiales, permanentes o temporales, lenticos o lóticos, dulces, salobres o salados, incluyendo las extensiones marinas hasta el límite posterior de fanerógamas marinas o arrecifes de coral o, en su ausencia, hasta seis metros de profundidad de marea baja.

La Universidad de los Andes (1997) publicó un documento sobre los humedales de Venezuela; se hizo una descripción de los hábitats y de los organismos asociados a ellos. También Rodríguez (1999) elaboró una síntesis de los humedales de Venezuela.

Los humedales naturales son sistemas de flujo que maximizan la sostenibilidad a largo plazo a expensas de la eficiencia. A su vez, los humedales construidos con control preciso de hidrología que prevenga los eventos raros de flujo estacional son más predecibles y más eficientes.

Construir un humedal no es cuestión de abrir un hueco, llenarlo con agua y unas pocas plantas y dejarlo para otro proyecto. El diseño, construcción y restauración de un humedal necesita concebirse en un sentido ecológico y de forma predictiva.

Las características ecológicas que un área cumplirá obligatoriamente para considerarse un humedal son las siguientes (Bravo y Windevoxhel, 1997): 1. vegetación hidrófila —asociada a medios acuáticos o semiacuáticos—; 2. suelos hídricos —los que se desarrollan en condiciones de alta humedad, que puede llegar incluso al grado de saturación, presentan condiciones anaeróbicas en sus secciones superiores—; y 3. condición hídrica —determinada por la influencia climática; ligada a ella hay otras variables como los procesos geomorfológicos, topográficos y el material constituyente del suelo—. Todos los humedales usualmente presentan abundancia estacional de agua, que puede originarse por precipitación, inundación inusual, agua de escorrentía superficial originada en la precipitación, descargas de agua del suelo o mareas.

En algunos casos, dependiendo del sitio y el régimen climático que lo rija, es posible no encontrar una o dos de las tres características citadas; por ejemplo, suelos sin vegetación acuática, pues esta se pierde durante los períodos de sequía. A veces, por la combinación de suelos y vegetación hidrófila, el agua en el humedal puede llegar a no percibirse a simple vista.

Estos sistemas cubren aproximadamente entre el 4 y el 6% del área de la Tierra. Se hallan en todos los continentes, excepto en la Antártida, y en todos los climas desde los trópicos hasta la tundra. Por ello, están localizados en diversidad de áreas: en las húmedas y frías como pantanos y tundras; a lo largo de ríos y corrientes como vegetación riparia estacionalmente inundada; en los deltas de los grandes ríos del mundo; a lo largo de las líneas costeras de las regiones tropical, subtropical y templada en marjales salados, planos pantanosos y marismas de mangle; en las regiones áridas como planicies saladas interiores, playas estacionales y lagunas temporales de invierno.

Según Bravo y Windevoxhel (1997) los límites o la zona de transición entre el área de humedal y otra que no lo es, se describen como: 1. el límite entre terrenos con predominio de cobertura vegetal hidrófila y terrenos con cobertura de vegetación no propia de ambientes acuáticos o semiacuáticos; 2. el límite entre suelos primordialmente hídricos y suelos no hídricos; y 3. cuando los terrenos presentan alguna condición hidrológica, pero se encuentran desprovistos de vegetación o suelo, los límites se determinan entre los terrenos que estén inundados o saturados durante algún período del año y aquellos que no presenten esta condición.

El geógrafo ruso Bazilevich *et al.* (1971) estimó que cerca del 6% del área total del mundo son humedales, es decir, más o menos 8.600.000 km^2. Se estima que casi el 5% de esta área total se encuentra en las regiones tropical y subtropical. Mathew y Fung (1987) concluyeron que era de 5,260.000 km^2, con mayor porcentaje en la zona boreal y menor en trópicos y subtrópicos. Estos dos autores dividen los humedales en cinco tipos y consideran que cerca de la mitad de los mismos están en la zona boreal (50-70° N); 90% de

los humedales en esta región fueron definidos como pantanos; al trópico le correspondería entonces cerca del 30%. Esta clasificación obedece más al papel de los humedales en los ciclos biogeoquímicos globales, especialmente en los llamados *gases de invernadero*.

Aselmann y Crutzen (1989) estiman que el área cubierta por humedales es de 5.600.000 km^2, la mayoría de los cuales se encuentran en las regiones templadas. Dichos autores los dividen en cinco categorías en la que los pantanos y marjales responden por el 60% de los humedales del mundo (3.360.000 km^2).

Algunos experimentos han mostrado que de entradas de 220-2.100 $gm^{-2}año^{-1}$ de sedimentos se retienen en humedal entre el 88-98%. En contraste, en un humedal de ciprés alrededor de un río se estimó que, a partir de una entrada de 15.000 $gm^{-2}año^{-1}$, se depositaron cerca de 500 $gm^{-2}año^{-1}$ de sedimentos, equivalentes al 3% de retención.

La vegetación riparia retiene cerca del 4,5% del fósforo (P) que pasa sobre ella durante un evento de flujo (3,6 g $Pm^{-2}año^{-1}$). El rango de retención de humedales construidos o naturales está entre 1-4 $gm^{-2}año^{-1}$. No existen diferencias significativas entre la retención de sedimentos y P entre humedales construidos y naturales (véanse figuras 3.1 y 3.2).

Función de los humedales

Intervienen en funciones físicas de regulación del ciclo hídrico superficial y de acuíferos, retención de sedimentos, control de erosión y estabilización microclimática. Intervienen también en funciones químicas como las de regulación de ciclos de nutrientes (retención, filtración y liberación), y descomposición de biomasa terrestre, así como en la retención de CO_2. Finalmente, se llevan a cabo en ellos funciones sociales, pues son sistemas productores de recursos hidrobiológicos y de soporte para la acuicultura que conforman la base de las economías extractivas, la pesca artesanal, la caza, la recolección, el pastoreo y la agricultura en épocas de estiaje. Algunos humedales sustentan, además, procesos comerciales, como la industria del palmito, y la explotación forestal de cativales y guandales. También prestan servicios en actividades recreativas, de investigación científica y de educación (Biosíntesis, 1998; Bravo y Windevoxhel, 1997). En la tabla 3.1 se resumen estas funciones.

Los humedales desempeñan un papel importante como zonas riparias de ríos para controlar el nitrógeno originado en los terrenos agrícolas. El proceso fundamental es la

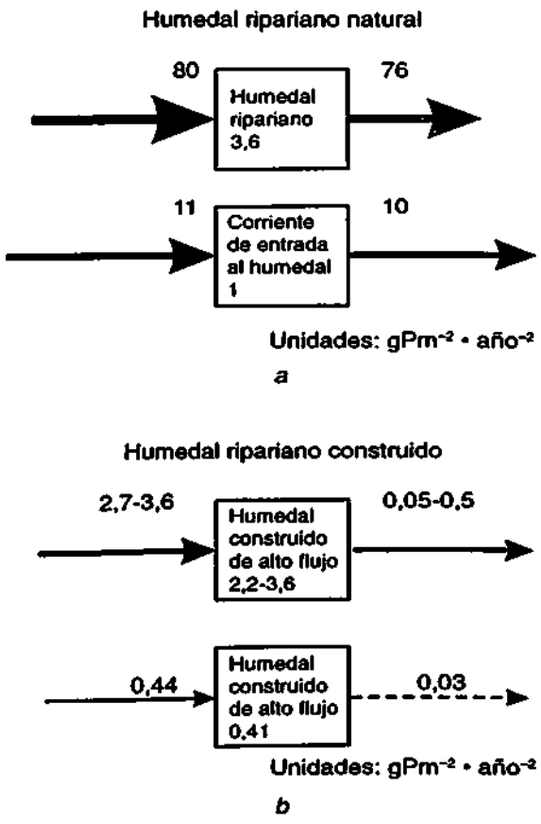


Figura 3.1 Comparación de entradas, salidas y retención neta de fósforo ($gPm^{-2}año^{-1}$). *a*. En un humedal riparío natural; *b*. en un humedal construido.

Fuente: tomada de Mitsch (1994).

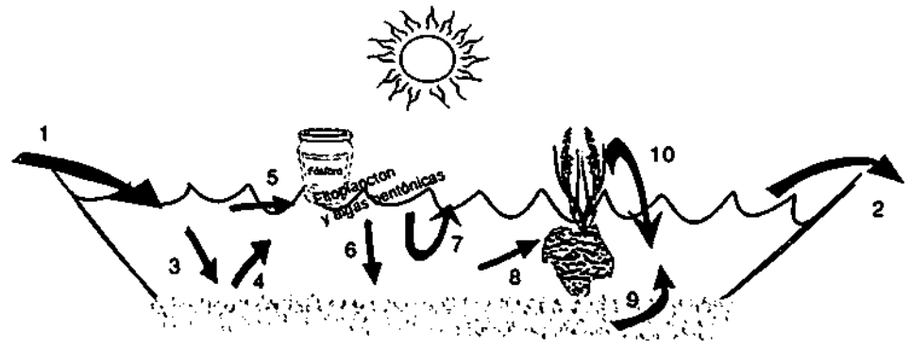


Figura 3.2 Modelo generalizado del reciclaje del fósforo en humedales. 1. Entrada de las aguas superficiales, las aguas subterráneas y la precipitación pluvial; 2. salida de aguas superficiales; 3. sedimentación de materiales entrantes (fundamentalmente inorgánicos); 4. resuspensión y liberación de fósforo desde los sedimentos; 5. incorporación de fósforo por algas planctónicas y bentónicas; 6. sedimentación de lo incorporado por las algas planctónicas y bentónicas (inicialmente orgánica); 7. reciclaje del fósforo para la columna de agua desde las algas planctónicas y bentónicas; 8. incorporación del perifiton y posible uso posterior por macrofitas); 9. incorporación por macrofitas; 10. producción de detritos por macrofitas y perifiton.

Fuente: tomada de Mitsch (1994).

Tabla 3.1 Criterios de valoración de los humedales

Categoría	*Valor del humedal*
Funciones	Recarga de acuíferos
	Descarga de acuíferos
	Control de flujo
	Retención de sedimentos tóxicos
	Retención de nutrientes
	Estabilización de la línea costera
	Protección contra tormentas
	Transporte acuático
	Soporte de cadenas tróficas
	Hábitats para vida silvestre
	Recreación activa
Productos	Recursos de vida silvestre
	Pesquerías
	Recursos forrajeros
	Recursos agrícolas
	Fuentes de agua
	Recursos forestales
Atributos	Diversidad biológica
	Importancia cultural e histórica

Fuente: tomada de *Biosíntesis* (1998).

desnitrificación que controla la contaminación no puntual de nitrógeno. Se considera que la zona hiporreica de los ríos cumple un importante papel en este proceso. Algunos autores proponen la creación de humedales longitudinales riparios o franjas de amortiguación, más que solo humedales construidos al final de una cuenca de drenaje con el fin de controlar los vertimientos de nitrógeno provenientes de abonos agrícolas.

Se ha escrito mucho acerca del papel de los humedales en el denominado *efecto invernadero*, pues son sumideros de carbono. Sin embargo, este papel es contradictorio, pues son importantes fuentes de metano en todo el mundo; este gas es considerado 20 veces más efectivo que el CO_2 como gas invernadero y los humedales tropicales pueden ser una de las mayores fuentes globales del mismo Devol *et al.* (1994) estimaron que los planos de inundación del Amazonas devuelven, a la atmósfera, entre el 5 y el 10% del total de las emisiones globales de metano.

El papel de los humedales en la calidad

del agua ha sido reconocido desde siempre y es una de las más importantes funciones de este tipo de ecosistemas. Este papel ha sido demostrado durante viente años mediante la aplicación de aguas de desecho a humedales, primero a los naturales y luego a los construidos.

La construcción de humedales para controlar fuentes no puntuales de contaminación, provenientes de tierras agrícolas y asentamientos urbanos, es la propuesta más reciente para usarlos en el mejoramiento de la calidad del agua. La construcción para estos fines contribuye a: 1. limpieza de caminos de agua, y 2. adición de reservas de humedales a las ya existentes. El control de estas fuentes, especialmente nutrientes y sedimentos, ha sido propuesto como razón válida para la conservación de los remanentes de humedales ribereños en Norteamérica, Asia, Europa y otras regiones del mundo. Varios estudios han resaltado su papel en la dinámica de nutrientes, pero también han ilustrado que los humedales son, por lo menos, sumideros estacionales de nutrientes como nitrógeno y fósforo, especialmente cuando las cargas de ellos no son excesivas.

La productividad de los humedales es superior a la de otros ecosistemas y se estima en 1.125 $gm^{-2}año^{-1}$. Esta estimación se basa en el estudio de veinte ecosistemas distintos, variando desde suelos rocosos, campos de arroz a océanos y selvas tropicales (Whittaker y Likens, 1973). En ellos, la reserva de biomasa animal y la productividad secundaria también son relativamente altas. Además, muestran diferencias entre la parte terrestre y la acuática: la terrestre tiende a presentar un menor porcentaje de consumo de la producción primaria por consumidores secundarios y una menor eficiencia de conversión (véanse figuras 3.3 y 3.4).

Tipos de humedales

Muchos humedales reciben y descargan agua del río y están sometidos al pulso de inundación del mismo. Algunos están conectados con su río, constituyendo un humedal inundado estacionalmente o un humedal que recibe todo el flujo del río. Otro tipo es un humedal de vegetación riparia donde el flujo natural es sustituido por uno de bomba, cuya función principal es proveer control hidrológico del humedal para fines experimentales (especialmente para retener cargas de sedimentos del río desde donde se extrae el agua) (Mitsch, 1994) (véase figura 3.5).

La Convención Ramsar produjo, además, una clasificación de humedales basada en un sistema de niveles jerárquicos:

Ámbito: es la naturaleza ecosistémica más amplia en su origen y funcionamiento.

Sistema: los humedales naturales se subdividen según la influencia de factores hidrológicos, geomorfológicos, químicos o biológicos. Los artificiales se separan con base en el proceso que los origina o mantiene.

Subsistema: cada sistema de humedales naturales se subdivide dependiendo del patrón de circulación del agua.

Clase: se define con base en descriptores de la fisionomía del humedal, como formas de desarrollo dominante o características del sustrato, tales como textura o granulometría en caso de no estar cubierto por plantas.

Subclase: depende principalmente de aspectos particulares de algunos sistemas o de la estructura y composición de las comunidades bióticas presentes. En la tabla 3.2 se presenta la clasificación.

Cowardin *et al.* (1979) desarrollaron un sistema de clasificación jerárquico, basado en sistemas, subsistemas, clases, subclases y tipos dominantes. Estos autores consideran cinco sistemas ecológicos que se especifican a continuación:

1. Marino y estuarino, con dos subsistemas: mareal e intermareal.
2. Ribereño, dividido en cuatro subsistemas: mareal, perenne inferior, perenne superior e intermitente.
3. Lacustre, dividido en dos subsistemas: litoral y limnético.
4. Palustre, que no tiene ningún subsistema.

En esta clasificación, la subdivisión en clases y subclases se basa en el material que forma el sustrato, la condición hídrica o el tipo de forma vegetativa.

Existe, además, un tipo de clasificación denominada paisajística que clasifica los ecosistemas de humedal de acuerdo con unidades de paisaje y sus relaciones funcionales. Bravo y Windevoxhel (1997), basados en este tipo de clasificación, consideran para zonas tropicales los siguientes paisajes: costas, arrecifes de coral, pastos de fanerógamas marinas, estuarios, costas abiertas, esteros, deltas, llanuras litorales, llanuras o planicies de inundación, pantanos, lagos y lagunas, turberas, bosques inundados por agua dulce o por influencia de mareas (manglares). Este tipo de clasificación podría ser adoptada, dado que todas las unidades paisajísticas descritas se encuentran en Colombia.

En Colombia no existe un inventario de humedales; a escala nacional (1:1.500.000) pueden reconocerse veintisiete complejos de humedales. Es notoria la importancia de la región Caribe, que contiene el 30% de los complejos reconocidos, incluyendo el del Alto Cauca, que desde los puntos de vista biogeográfo e hidrológico es inseparable de los complejos de dicha región, que además, incluye el 71% de los grandes humedales del país, destacándose la depresión Momposina, el Magdalena Medio y el río Atrato (Naranjo *et al.*, 1998; Biosíntesis, 1998) (véase figura 3.6). Rodríguez (1999) hace una descripción de los humedales de Venezuela.

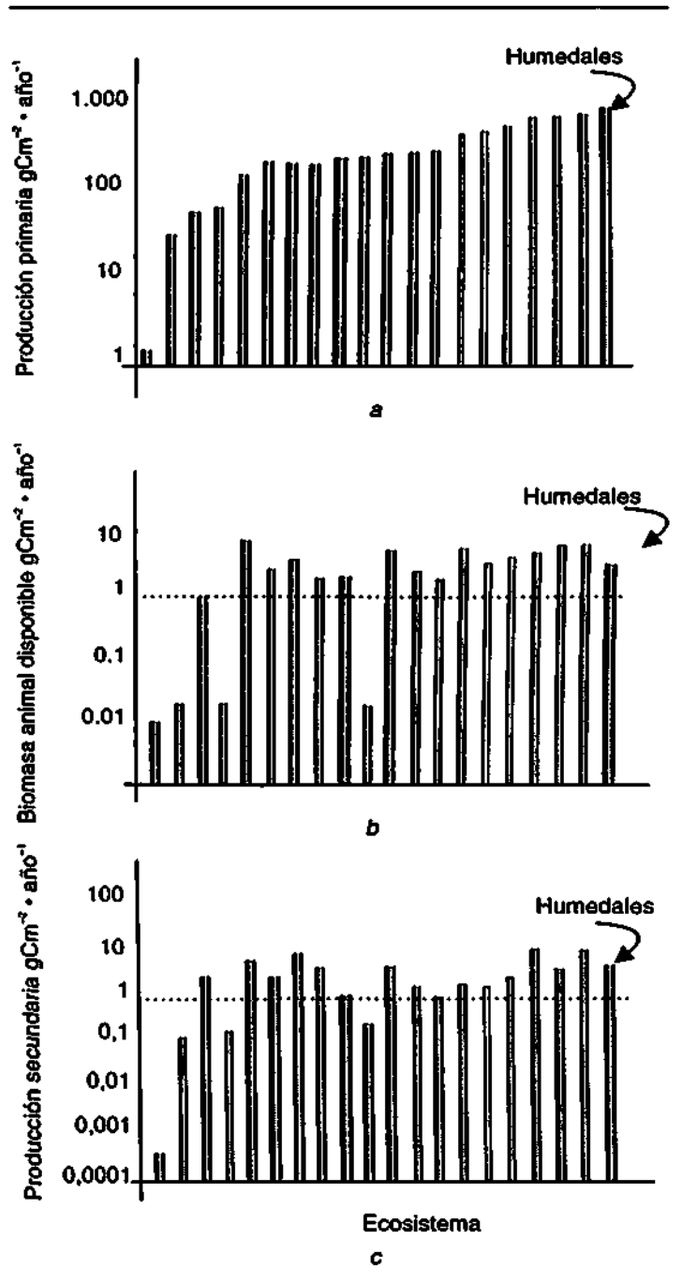


Figura 3.3 Comparación de valores medios de veinte ecosistemas y un humedal. *a. y b.* producción primaria y biomasa de consumidores secundarios; *c.* producción secundaria.
Fuente: tomada de Whittaker y Likens (1973)

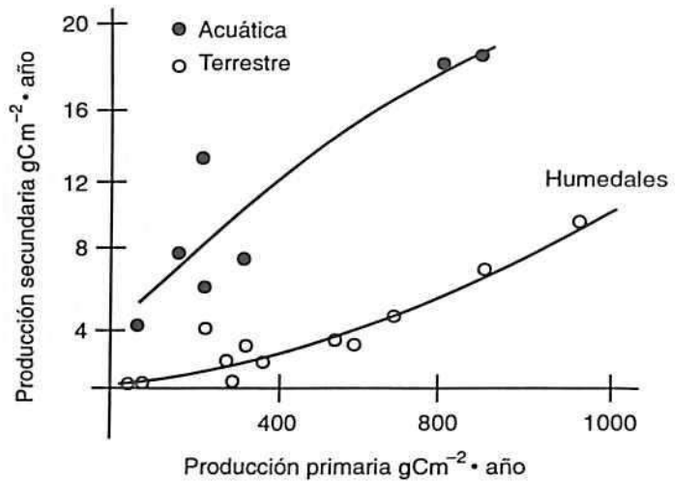


Figura 3.4 Comparación entre producción primaria y secundaria en veinte ecosistemas

Fuente: tomada de Whittaker y Likens (1973).

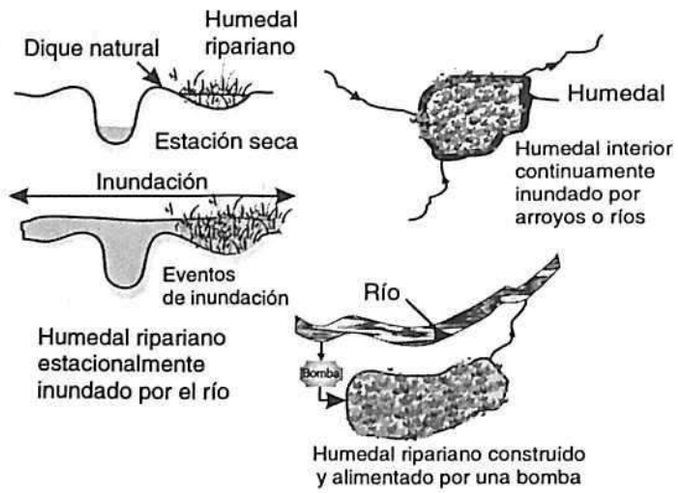


Figura 3.5 Algunos tipos de humedales

Fuente: tomada de Mitsch (1994).

Tabla 3.2 Clasificación de humedales naturales según la convención Ramsar

Ámbito	*Sistema*	*Subsistema*	*Clase*	*Subclase*
Marino y costero	Marino	Submareal		Aguas marinas someras
			Lecho acuático	Lecho marino
			Arrecife	Arrecifes de coral
		Intermareal	Roca	Playas rocosas
			No consolidado	Playas de arena y grava
	Estuarino	Submareal		
		Intermareal	No consolidado	Planos lodosos intermareales
			Emergente	Pantanos salados
			Boscoso	Manglares
	Lacustre / palustre	Permanente / estacional		Lagunas salinas y salobres
				Lagunas costeras dulces
Interior	Fluvial	Perenne	Emergente	Ríos o arroyos permanentes
				Deltas interiores, ríos o arroyos intermitentes
		Intermitente	Emergente	Planicies inundables
	Lacustre	Permanente		Lagos dulces permanentes
	Palustre	Estacional		Lagos dulces estacionales
		Permanente/ estacional		Lagos y pantanos salinos permanentes estacionales
		Permanente	Emergente	Pantanos y ciénagas dulces permanentes
	Geotérmico	Estacional	Arbustivo / boscoso	Turberas abiertas
				Humedales alpinos y de tundra
				Pantanos arbustivos
				Bosque pantanoso dulce
				Turbera boscosa
			Emergente	Ojos de agua, oasis
				Ciénaga estacional dulce
				Humedales geotérmicos

Fuente: tomada de Whittaker y Likens (1973).

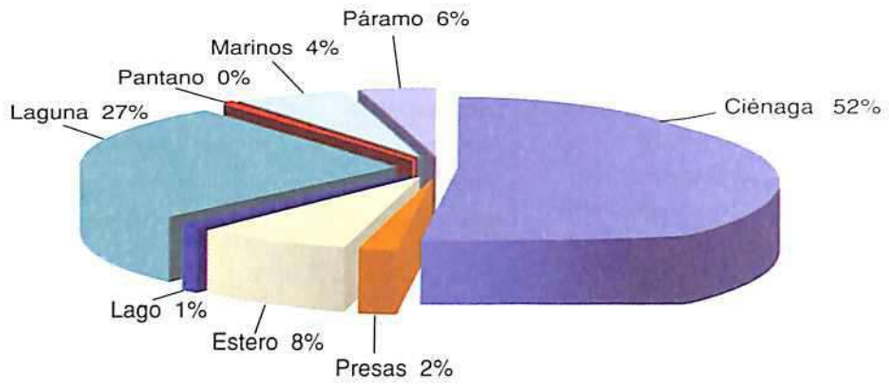


Figura 3.6 Distribución porcentual de los humedales colombianos identificados toponímicamente en el *Diccionario Geográfico de Colombia*

Fuente: tomada de Naranjo *et al.* (1998).

4
Los lagos

Pertenecen a la categoría de aguas quietas o leníticas. A pesar de ser el objeto de estudio de la limnología, su definición no es tarea simple, pues existen términos locales que dificultan precisar la frontera entre conceptos como, por ejemplo, lago y laguna. Una aproximación sumamente simplista, aunque aparentemente práctica, define *lago* como una extensión de agua rodeada de tierra por todas partes, y una laguna como algo similar, pero más pequeño. Ambas definiciones coinciden en considerar un lago como una unidad discreta del paisaje, como ya lo hizo Forbes (1887), al definir el lago como un microcosmos. Sin embargo, nada más alejado de la realidad, ya que un lago, una laguna, una ciénaga, etc., son sistemas abiertos y continuos por la interacción constante con su entorno, pues forman parte de una unidad mayor que incluye su cuenca de drenaje y el intercambio con la atmósfera. Consecuentemente, un lago no está más aislado que un bosque o una sabana, sus habitantes no son primitivos, sus interacciones no son simples y su escala no es menor. Esta nueva concepción significó un cambio de paradigma en limnología, pues no solo había que estudiar el lago en sí, sino también sus "entradas" y "salidas". Sin embargo, una definición clara y precisa dista aún de construirse. En general, los lagos se caracterizan por ser normalmente de agua dulce, presentar un vaso bien definido con zonas litoral y bental profunda y bien diferenciadas, sedimento propio poblado por especies características, compartamentalización vertical con gradientes de luz, densidad y temperatura sujetos a variación estacional, que repercuten en los procesos biológicos y en la calidad del agua. En la medida en que estas propiedades se van desdibujando, la imagen del lago da paso a la de laguna (Margalef, 1983; Timms, 1992; Rigler y Peters, 1995). En español, estos dos términos se utilizan a menudo de manera intercambiable y establecer un límite preciso para diferenciarlos es un problema de semántica. Para Raasveldt y Tomic (1958) un lago es un cuerpo de agua de profundidades considerables, como los lagos de alta montaña; en cambio, laguna es un término para designar cuerpos de agua poco profundos.

Los lagos se han formado por lo regular en las altas montañas por procesos de deshielo o movimientos tectónicos; en cambio, las lagunas se han formado en las partes bajas de los ríos por procesos de inundación de llanuras o por acción conjunta entre el mar y los ríos. Existe en Colombia y en algunos países tropicales una palabra más: *ciénaga*, a la cual nos referiremos posteriormente. Los lagos y lagunas no son elementos permanentes del paisaje y están destinados a desaparecer por causa de la acumulación de sedimentos y materia orgánica, bien sea de origen autóctono (del propio metabolismo) o de origen alóctono (materiales arrastrados de afuera

por acción de las lluvias y corrientes); este proceso se conoce como sucesión.

Las aguas continentales cubren aproximadamente el 2% de la superficie de la Tierra; o sea, un área de $2{,}5 \times 10^6$ km^2, con un volumen de 9×10^6 km^3. La mayoría de los lagos están localizados en el hemisferio norte, y se originaron como resultado de los procesos de glaciación durante el Pleistoceno. Uno de estos lagos es el Baikal en Rusia, el cual contiene cerca del 20% del agua de todos los lagos, y es al tiempo el más profundo (1.620 m).

En cuanto al área, la mayoría de los lagos son de poca extensión. Los de mayor área son: Mar Caspio, 436.400 km^2; lago Victoria, 68.800 km^2; lago Tanganica, 35.000 km^2, y lago Baikal, 33.000 km^2. El lago Titicaca, el más grande de América tropical, solo tiene un área de 8.100 km^2. La figura 4.1 muestra comparativamente el tamaño de los lagos más importantes del mundo. En el neotrópico los lagos son escasos, especialmente por la poca influencia que tuvieron las glaciaciones en esta área.

Origen de los lagos

El origen de la mayoría de los lagos en zonas templadas fue causado por procesos catastróficos, como deshielo de glaciares, actividad volcánica o procesos tectónicos. En cambio, en el trópico la mayor parte de las lagunas o ciénagas ha tenido un origen fluvial o por influencia del mar sobre la costa. Numerosos lagos en las partes más altas de los Andes han tenido origen glaciar. Recientemente, los lagos han aumentado en esta región, a causa de los grandes embalses construidos con el propósito principal de generar energía hidroeléctrica.

Los textos tradicionales de limnología (Hutchinson, 1957, 1967, 1975; Ruttner, 1975; Reid, 1966; Cole, 1983; y Wetzel, 1983, 2001) tratan extensamente el origen de los lagos, refiriéndose casi exclusivamente a los de zonas templadas y a algunos del viejo mundo. Por la extensa información presente en los textos citados y especialmente en Hutchinson (1957), este tema solo se tratará superficialmente. En cambio, se enfatizará en el origen de los lagos en altas montañas tropicales y en las lagunas o ciénagas de bajas alturas.

Hutchinson (1957) clasifica los lagos en once grupos, de los cuales identifica 76 tipos diferentes de formación (véase tabla 4.1). Con base en esta clasificación se hará la siguiente discusión.

Lagos de origen tectónico

Son aquellos que se han formado por fallas, hundimientos, doblamientos, fracturas y movimientos de la corteza terrestre. La formación de depresiones o hundimientos a causa de fallas en la corteza terrestre ha originado lagos tan conocidos por su tamaño y profundidad como el Baikal en Rusia y el Tanganica en África Oriental. El primero con un área de 33.000 km^2 y una profundidad de 1.620 m, y el segundo, con un área de 35.000 km^2 y 1.435 m de profundidad. En esta categoría se encuentran el Mar Muerto y el Gran Lago Salado de Utah.

El movimiento telúrico ocurrido en Nicaragua en 1972 reveló el origen tectónico-volcánico del lago Nicaragua y otros lagos de Centroamérica.

La *epeirogénesis* es un fenómeno de levantamiento de grandes masas de la costra terrestre, en cuyas cuencas o depresiones se forman lagos. Ejemplos de estos son el Mar Caspio y el lago Titicaca en la frontera entre Perú y Bolivia, localizado a 3.800 msnm. En el lago Titicaca también influyó el deshielo del último período de glaciación.

Los lagos La Tota y La Cocha en Colombia se consideran de origen tectónico y por acción glaciar. La Cocha, situado a 2.749 msnm, tiene un área de 60 km^2, una profundidad máxima de 70 m y un volumen de 300 millones m^3. El lago La Tota está localizado a 3.015 msnm y tiene un área de 56,2 km^2, una profundidad de 67 m y un volumen de 1.920 millones m^3 (véase figura 4.2).

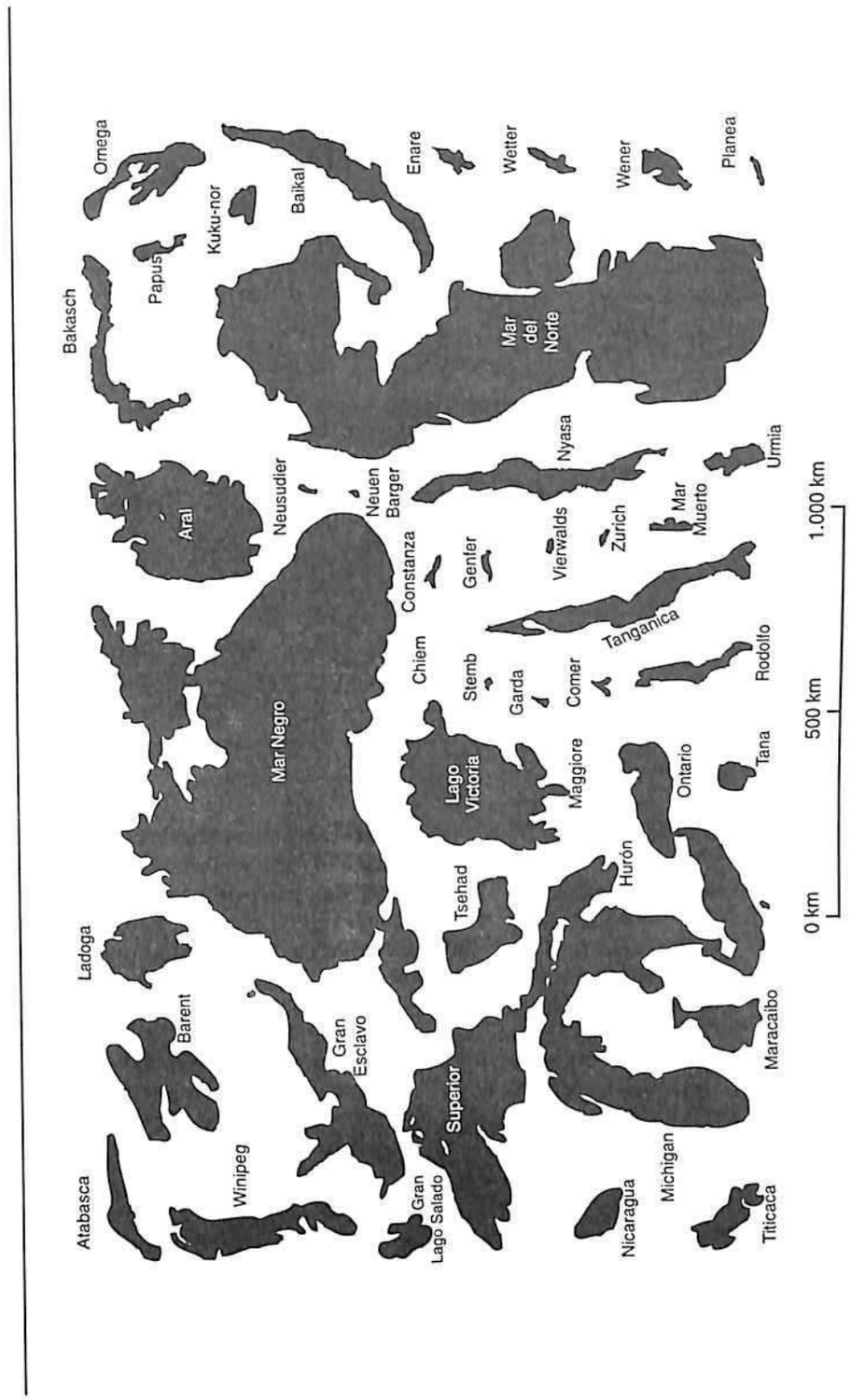


Figura 4.1 Tamaño relativo de algunos lagos de la Tierra

Fuente: tomada de Schwoerbel (1980).

Tabla 4.1 Clasificación de los lagos según su origen

Origen	*Tipos*	*Ejemplos*
1. Tectónico	9	Mar Caspio; lago Okeechobee (EE. UU.), Titicaca (Bolivia), Baikal (Rusia) y Tanganica (África)
2. Volcánico	10	Cráter Buffe (California, EE. UU.); lago Chanmico (San Salvador); Volcán de Agua y Atitlán (Guatemala); lago Toba (Sumatra) y lago Kivu (África)
3. Deslizamiento del terreno	3	Lago Dunmore (Irlanda); lago Mountain (EE. UU.).
4. Glaciar	20	Lagos en los Andes; Grandes Lagos (EE. UU)
5. Solución del sustrato	5	Lagos Deep (EE. UU.) y Masfelder See (Alemania)
6. Acumulación orgánica	3	Lago Silver (EE. UU.)
7. Actividad animal	3	Lagos Beaver y Echo (EE. UU.)
8. Meteorítico	2	Lago Chubb (Canadá)
9. Viento	4	Lago Moses (EE. UU.); lagunas costeras (costa NE colombiana)
10. Actividad en línea costera	5	Lago Victoria (África), lago Sould (EE. UU.); lagunas costeras (costa NE colombiana)
11. Acción de los ríos	12	Lago Pepin (EE. UU.), lago Brienzersee (Suiza), lagos de origen meándrico en el Amazonas
Total	76	

Fuente: modificada de Hutchinson (1957).

Lagos de origen volcánico

La actividad volcánica ha desempeñado un papel muy importante en la formación de lagos en varias regiones del mundo. El estudio de lagos de origen volcánico ha hecho contribuciones muy valiosas a la limnología como, por ejemplo, los realizados en varios lagos de Japón, Java, Sumatra, Bali y Centroamérica (Juday, 1916). Regularmente, los volcanes están en áreas de actividad tectónica, por lo que algunos lagos pueden tener este doble origen.

El lago Caldera (Estados Unidos), con una profundidad de 589 m, es de origen volcánico. Posiblemente varios lagos localizados a lo largo de la cordillera de los Andes tienen el mismo origen, pero este proceso aún no ha sido suficientemente estudiado. Estos lagos se reconocen por su forma circular.

También la lava producida por actividad volcánica puede formar barreras en depresiones del terreno y originar lagos. La laguna Negra en Nariño, Colombia, es un ejemplo de este tipo (véase figura 4.3).

Lagos formados por deslizamiento del terreno

Son lagos que tienen su origen en el represamiento de ríos o inundación de valles por desprendimiento de rocas o deslizamiento del terreno en las partes altas de las montañas adyacentes. La formación de pequeños lagos de esta naturaleza es relativamente frecuente en el trópico, donde las precipitaciones son altas y el terreno ha sido desestabilizado por erosión o construcción de vías.

Por lo regular, estos lagos son de vida

Figura 4.2 Vista panorámica del lago de La Tota, Boyacá (Colombia)

corta, ya que los diques o presas formadas son poco estables y ceden a la presión del agua cuando esta llega a su máximo nivel. Esta situación es especialmente catastrófica para poblaciones que viven aguas abajo, las cuales están en permanente riesgo de ser arrasadas.

Martín (1960) estudió varios tipos de lagos de esta naturaleza en Costa Rica en las partes altas de las montañas. Muchos de ellos son duraderos por causa de los bajos caudales que los nutren y la resistencia de los diques formados.

Lagos de origen glaciar

Son aquellos que se formaron durante el período de deshielo hace aproximadamente 10.000 años, es decir, a finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno. Este período se caracterizó por una gran precipitación pluvial, alta nubosidad y bajas temperaturas; fue la "época del diluvio".

Las capas de hielo formadas comenzaron a derretirse lentamente y arrastraron consigo rocas y residuos vegetales, formando depresiones que posteriormente se llenaron de agua. Durante el último período de glaciación, cerca del 31% de la superficie de la Tierra estaba cubierta por hielo; la mayor parte de ella se encontraba localizada en el hemisferio norte. Por esto, la mayoría de los grandes lagos de Norteamérica y Europa tienen este origen. Aún permanece cubierta por hielo aproximadamente un 10% de la región más distante en el hemisferio norte.

Los lagos de origen glaciar están representados en su máxima expresión (sobre todo por su tamaño) en las regiones de zonas templadas en el hemisferio norte, pero

Figura 4.3 Vista panorámica de la laguna Negra, Nariño (Colombia)

también este proceso se dio en buena parte en las regiones más altas de la cordillera de los Andes. Numerosos lagos por encima de los 3.000 msnm posiblemente tuvieron este origen. Son todos aquellos lagos localizados en los páramos andinos donde comienzan los bosques de frailejón (*Espeletia sp.*) y donde abundan extensas áreas cubiertas de musgos, líquenes, helechos y bromeliáceas (véase figura 4.4). La vegetación de páramo cumple una labor fundamental en la regulación de los caudales de los ríos. Algunas especies de musgos pueden absorber hasta el 40% de su peso en agua.

Fotografías aéreas tomadas a lo largo de los picos nevados de los Andes muestran cómo se ha presentado, en las últimas décadas, un retraimiento de las capas de hielo, dejando tras de sí numerosos lagos donde antes todo estaba cubierto. Están localizados entre los 4.000 y 5.000 msnm, donde abundan miles de pequeños lagos y lagunas sin nombre y donde ningún ser humano aún ha puesto sus pies.

Un importante texto de carácter divulgativo y cultural que publicó el Banco de Occidente (1987) titulado *Frontera superior de Colombia*, muestra en cientos de fotografías a color, la presencia de lagos de todas las formas, colores y tamaños, localizados en las partes más altas de las montañas andinas, al pie de la línea donde termina la tierra desnuda y empieza la inmensa capa de nieves perpetuas que se pierden en el horizonte. La mayoría de estos lagos tuvieron origen glaciar, unos por simple llenado de depresiones naturales y otros, por acción morrenaica, lo que implicó arrastre de sedimentos depositados en estrechos valles, y favoreció así la formación de numerosos lagos (véase figura 4.5).

El libro *Frontera superior de Colombia* deja

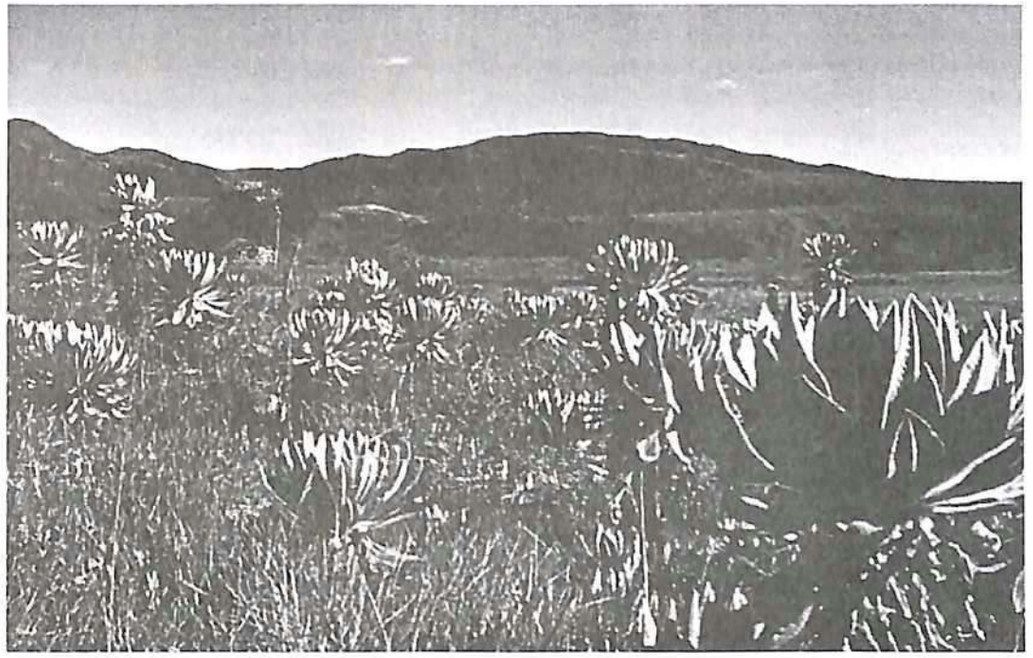


Figura 4.4 Páramo del Puracé, Cauca (Colombia)

al descubierto un inmenso campo limnológico por estudiar, pues no existe información acerca del área, el volumen, la composición química y los períodos de circulación de estos cientos de lagos, alimentados por eternos glaciares, y que dan origen a los grandes ríos tropicales colombianos. La figura 4.6 muestra la laguna San Rafael en el parque Puracé a 3.600 msnm y la figura 4.7 la laguna Verde en el volcán Azufral (Colombia).

Estudios fragmentarios han permitido conocer que las aguas de los lagos de origen glaciar tienen un pH predominantemente ácido con una rica flora de desmidiáceas, conductividad baja y transparencia alta. De acuerdo con la clasificación térmica de los lagos, estos se clasifican como polimícticos fríos (Wetzel, 1983, 2001).

Varios de estos lagos, localizados cerca de regiones con actividad volcánica, presentan altas concentraciones de azufre, cuyos depósitos amarillentos se pueden observar a simple vista y aun oler. A menudo estos pequeños cuerpos de agua también están influenciados por fuentes termales que pueden alcanzar hasta 50 °C. La figura 4.8 muestra una pequeña laguna termal (su temperatura ronda 35 °C) de aguas azufradas, en el parque Puracé (Colombia), a 3.180 msnm y la figura 4.9 muestra el nacimiento de un riachuelo en estos mismos termales.

Las montañas tropicales, algunas de ellas con alturas de hasta 5.775 msnm, como los picos Colón y Bolívar en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, constituyen una fuente inagotable de sorpresas para los limnólogos. En estas montañas esperan los laboratorios donde la naturaleza "fabrica" a diario el agua para los lagos y corrientes que van a irrigar los ricos valles y selvas tropicales.

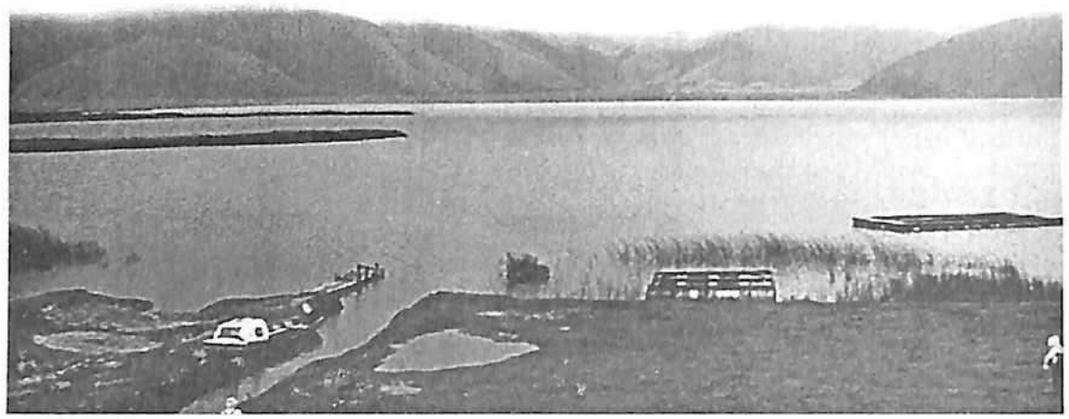


Figura 4.5 Vista panorámica de la laguna del Cumbal de origen morrenaico, Nariño (Colombia)

Lagos formados por disolución del sustrato

Estos lagos son propios de regiones donde el terreno tiene una composición calcárea, principalmente carbonatos de calcio. Por lo regular, estas regiones poseen cárcavas a distintas profundidades, las cuales se van formando por disolución del sustrato. Dicha disolución se favorece por la presencia de aguas cargadas de ácido carbónico (H_2CO_3) formado por la hidratación del CO_2. De esta manera, el terreno se va falseando por la circulación del agua subterránea y se crean depresiones con formas diferentes. La formación de este tipo de lago se favorece principalmente en regiones de alta precipitación.

Los terrenos calcáreos en el centro de la Florida, Estados Unidos, son famosos por la presencia de este tipo de lagos, algunos de los cuales pueden alcanzar hasta 30 m de profundidad. También en la península de Yucatán en México, donde los llaman *cenotes,* algunos alcanzan 54 m de profundidad. En Brasil, cerca de Uberlandia, está el lago Poço Verde con 229 m de largo, 142 m de ancho y 18 m de profundidad. El lago de Guatavita en Colombia se cree que tuvo un origen de esta naturaleza (Cole, 1983). Muchos de estos lagos dependen del nivel freático del agua, por lo que pueden ocurrir en ellos fluctuaciones fuertes de nivel.

Lagos formados por acumulación de materia orgánica

Son un grupo pequeño de lagos que se han formado por la acumulación de restos de organismos resistentes a la descomposición, que eventualmente forman presas o diques, y así dieron origen a pequeños lagos.

El lago Okeechobee en Florida se debe en gran parte a masas de vegetación que bloquean el paso del agua, y mantienen un lago extenso y de poca profundidad. Posiblemente en regiones húmedas tropicales se presente

Figura 4.6 Laguna San Rafael, Parque Puracé, Cauca (Colombia)

este fenómeno en numerosos lugares, donde las avalanchas arrastran vegetación que bloquea el paso del agua, favoreciendo al tiempo la acumulación de materia orgánica.

Lagos formados por actividad animal

El papel de los castores en la construcción de lagos es conocida desde hace cientos de años en las regiones neárticas templadas. El castor americano *(Castor canadensis)* es el típico constructor de diques con base en pequeños troncos y ramas que va cortando con sus dientes. Numerosos lagos de esta naturaleza se encuentran en el norte de Estados Unidos y Canadá.

Represas: lagos creados por el hombre

En las últimas décadas el hombre ha construido miles de lagos artificiales para propósitos hidroeléctricos, suministro de agua potable, control de inundaciones y recreación (véase figura 4.10). La construcción de estos lagos ha modificado el paisaje, creado sismicidad en algunas regiones, bloqueado la migración de peces, modificado el régimen climático y ha ocasionado graves problemas sociales y económicos en regiones donde se han inundado las mejores tierras para la agricultura, llegando incluso a relocalizar poblaciones enteras. Ackerman *et al.* (1973) presenta una documentada información sobre los problemas creados por la construcción de represas.

Lagos de origen meteorítico

Es indudablemente una de las formas más raras como se forma un lago. Al chocar un meteorito contra la Tierra, el impacto provoca una onda de alto calor que evapora el agua de las rocas y expande los demás gases presentes, produciendo una explosión. Como resultado de dicha explosión, el cráter se vuelve aún

Figura 4.7 Vista panorámica de la laguna Verde, Nariño (Colombia)

mayor, y conserva una forma circular, muy parecida a los cráteres lunares. El ejemplo clásico de este tipo de cráter es el lago Chubb en Canadá. En el gran Chaco, en Argentina, existe el reporte de la laguna Negra, igualmente de origen meteorítico.

Lagos formados por acción del viento

El movimiento de arena fina y arcilla realizado por el viento en regiones áridas puede dar origen a cuencas que posteriormente se llenan de agua, hasta formar de esta manera lagos y lagunas. El movimiento de tierra puede ser de tal naturaleza que bloquea una pequeña corriente y produce un lago. El lago Moses, en Washington, tiene este origen. Raasveldt y Tomic (1958) discuten la formación eólica de una cadena de lagunas a lo largo de la costa del Caribe colombiano. Los fuertes vientos que azotan la costa nordeste de Colombia en diciembre, y durante los primeros meses del año, han formado una serie de dunas longitudinales cuyos ejes son paralelos a la dirección de los vientos. Es muy probable que el transporte de estos materiales no se haya efectuado en los últimos años, sino durante el último período glacial (Pleistoceno), cuando se formaron también grandes acumulaciones eólicas en Europa y China. La serie de lagunas que se encuentran entre Riohacha y Manaure (Colombia) son claramente de origen eólico (véase figura 4.11). El viento, que amontona arena localmente, forma dunas, causa al mismo tiempo depresiones en otros lugares que se llenan de agua durante el invierno, y forman de esta manera las lagunas citadas. Estas reciben aportes del mar a través de bocas o bocainas y de afluentes de agua dulce representados por pequeños arroyos.

Los autores antes citados consideran de origen eólico la formación de la barra de

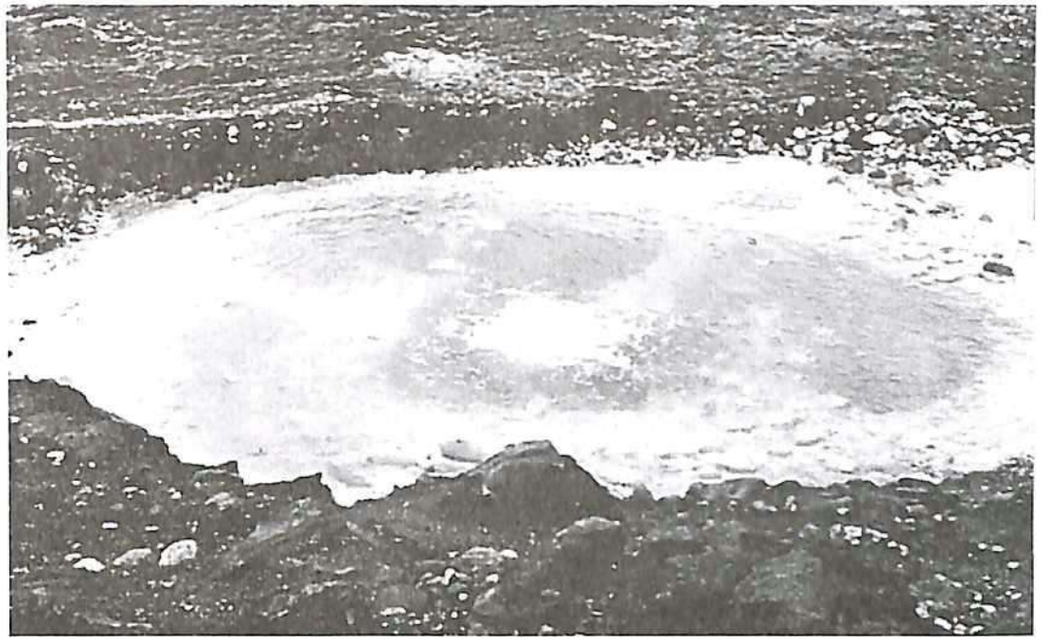


Figura 4.8 Laguna termal, Parque Puracé, Cauca (Colombia)

arena de 65 km que separa la Ciénaga Grande de Santa Marta del mar y que se extiende desde Barranquilla (Colombia) hasta la ciudad de Ciénaga.

Lagos formados por actividad en la línea costera

El movimiento de masas de agua que transporta sedimentos puede originar lagos. A lo largo de las costas marinas, el movimiento paralelo de corrientes puede formar dunas de arena que encierran pequeñas bahías o forman depresiones en el terreno, las cuales se llenan de agua hasta formar una laguna.

Raasveldt y Tomic (1958) considera que los factores que intervienen en la formación de este tipo de lagunas son los siguientes:

Ondas y olas: las olas se originan por vientos y fuertes tempestades. La acción del viento crea repetidos movimientos del agua, como cuando se arroja una piedra en un lago tranquilo. Como consecuencia del movimiento del agua se forman olas, cuya altura no supera 15 o 20 m y cuya longitud máxima podría ser de 150 m. La acción de estas ondas se limitaría a profundidades menores de 75 m, lo que corresponde a una franja relativamente estrecha de la costa. La longitud de las olas en la costa norte colombiana, donde se han tomado los ejemplos de lagunas aquí discutidas, es de 100 m en general y su influencia se extiende en promedio a 50 m de profundidad.

Las ondas, al llegar a la orilla, disminuyen velocidad, la cresta se curva y cambia de dirección. Esta es la razón para que las ondas cuya cresta hace un ángulo con la costa, giren un poco y lleguen casi paralelamente al litoral. Cuando el ángulo entre el frente y la costa es muy grande, la onda llega oblicuamente y las olas causan un desplazamiento lateral de la arena a lo largo de la orilla (véase figura 4.12). Ejemplos de formación de este

Figura 4.9 Riachuelo de aguas termales, Parque Puracé, Cauca (Colombia)

tipo de lagunas se encuentran a lo largo de la costa de Arroyo Grande al nordeste de Cartagena (Colombia).

La resaca: como las ondas se trasladan más rápidamente en aguas profundas, la parte superior avanza más hacia la parte baja. Esto provoca una asimetría en la onda, transformándola en ola, la cual, al llegar a la playa, se desploma formando la resaca. Como resultado del aflujo y reflujo se forman varias barras de arena, como se muestra en la figura 4.13. Las dos primeras barras siempre están sumergidas; la tercera solo cuando la marea es baja; la cuarta se forma más arriba de las mareas extremadamente altas.

Mareas alta y baja: cuando la marea desciende, queda una zona libre comprendida entre el mar y la vegetación costera. Esta zona se compone de material fino que se seca al sol, el cual es llevado por el viento tierra adentro y aumenta la altura y el ancho de la restinga o banco de arena existente. Este es el caso de la barra de arena localizada a lo largo de la Isla de Salamanca, entre Barranquilla y la ciudad de Ciénaga (véanse figuras 4.14 y 4.15). La marea hace que se formen bocas o bocainas en la barra de arena, se establece una comunicación entre el mar y la laguna, y se origina de esta manera un ecosistema salobre o estuarino.

Corrientes marinas: por sí no son tan fuertes como para ejercer una acción erosiva o acumulativa de importancia. Su mayor efecto está en la combinación con las ondas, las que periódicamente levantan las partículas de arena. Este desplazamiento está limitado a una faja costera con una profundidad de 50 a 75 m.

Levantamientos y hundimientos locales y regionales de la costa: los movimientos que influyen

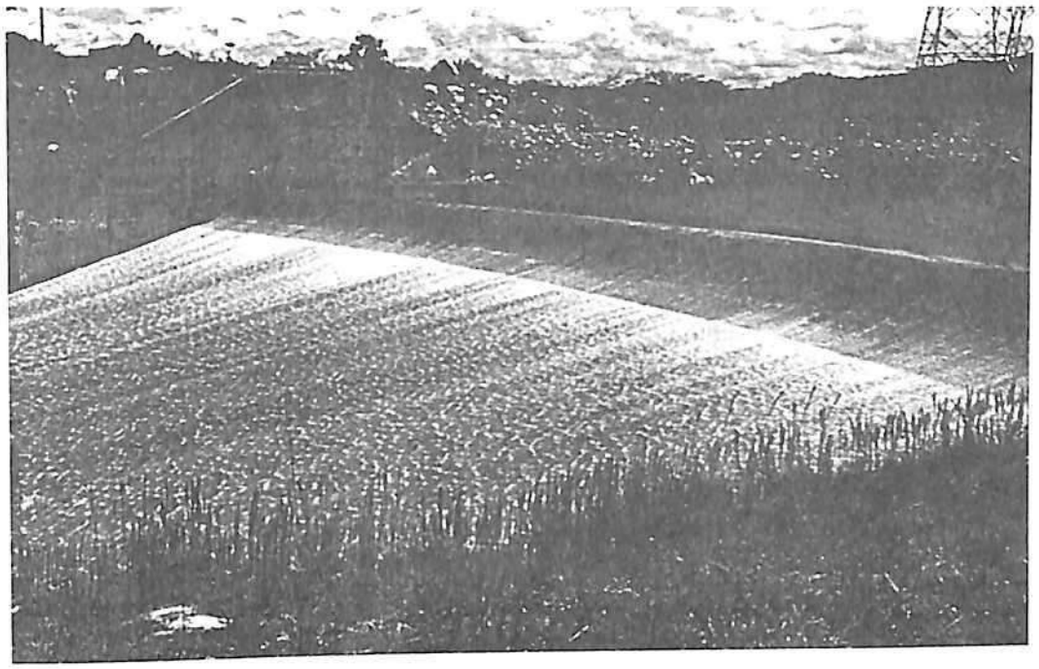


Figura 4.10 Presa del embalse Punchiná, Antioquia (Colombia)

en la formación de estas lagunas no sobrepasan los 5 m verticales. Las lagunas se forman solo en costas donde el mar está transgrediendo las barreras naturales. Si el mar se retira, se vacían las lagunas. También, varias de estas lagunas se pueden formar por el hundimiento repentino del terreno; de esta manera se constituyen las lagunas playeras (véase figura 4.16).

La forma local de la costa: la presencia de golfos, bahías y ensenadas es una condición muy importante para la constitución de lagunas costeras. Los promontorios donde afloran rocas y sedimentos originan puntos propicios para formar barras o restingas. Esto se observa en las lagunas de Camarones, de Galerazamba y de Cartagena o de Tesca en la costa norte de Colombia.

Todos los factores de formación de lagunas costeras descritos los resumen Raasveldt y Tomic (1958) de la siguiente manera:

> [...] en partes favorables de la costa donde hay bahías y ensenadas, las corrientes marinas en combinación con el oleaje pueden formar a partir de un "punto fijo" una barra, primero submarina, luego una sobresaliente del agua (restinga) que separa la laguna del mar. La región debe disponer de suficientes aportes de material detrítico y de un río grande que la favorezca. Una vez formada la restinga, los vientos pueden ayudar a aumentar la altura y favorecerla. La marea mantendrá una boca o bocaina abierta si la laguna no es demasiado pequeña.

Lagos originados por acción de los ríos

La acción de las corrientes de los ríos forma cuencas mediante deposición de sedimentos y por erosión. Son varias las maneras en que los ríos pueden constituir lagunas:

Desembocadura de los ríos al mar: los sedimentos aportados van creando barreras

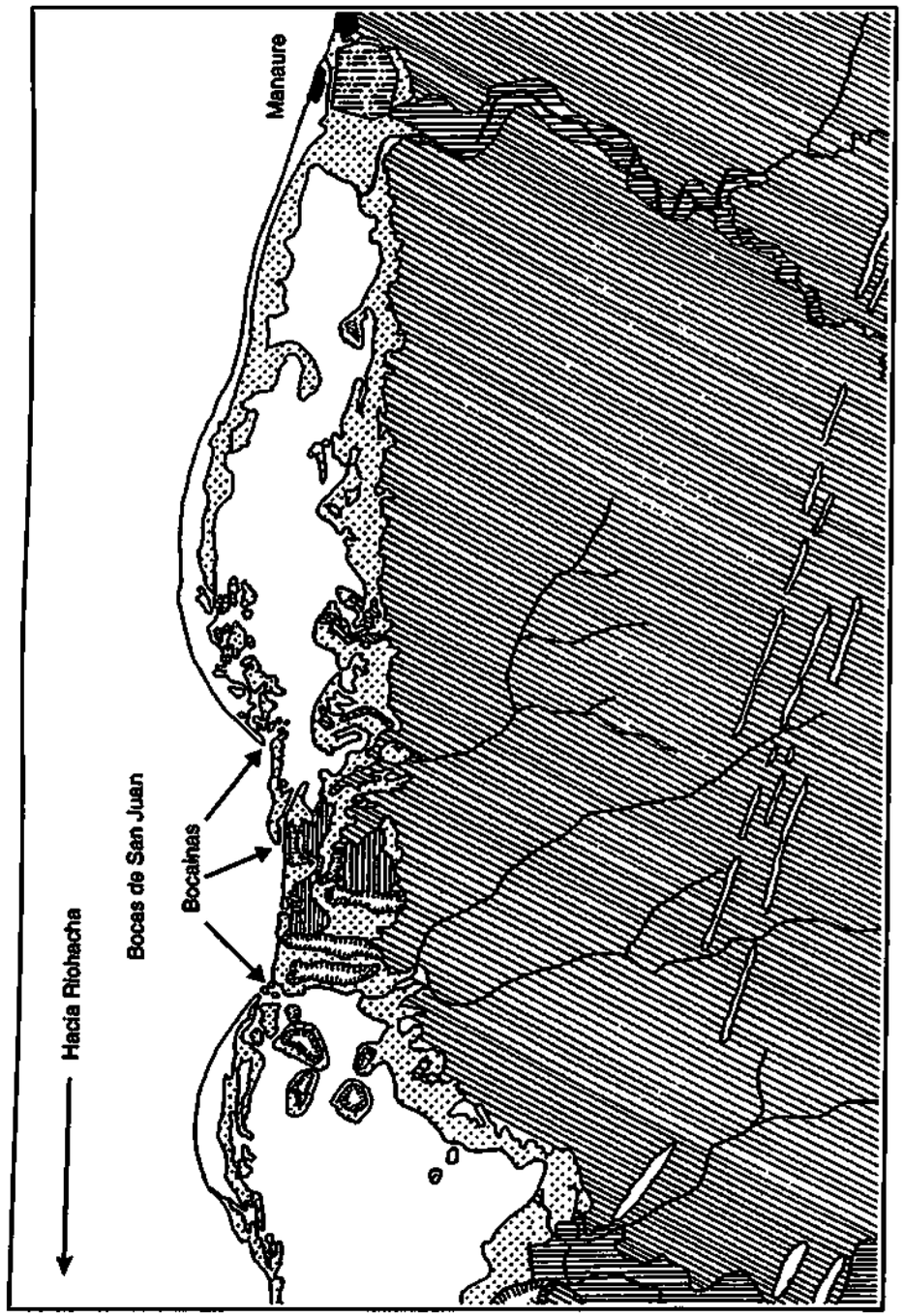


Figura 4.11 Serie de lagunas costeras formadas entre Manaure y Riohacha, cuyas dunas son de origen eólico

Fuente: tomada de Raasveldt y Tomic (1958).

a lo largo de la costa, configurándose así numerosas lagunas. Por ejemplo, los sedimentos transportados por el río Magdalena se extienden desde Ciénaga hasta Puerto Colombia, Galerazamba, Arroyo Grande y Cartagena. Más adelante, hacia el suroeste, se van juntando con los del río Sinú hasta llegar al cerro del Águila, en cercanías al golfo de Urabá. Las configuraciones lagunares descritas se han originado de los lodos del Magdalena cuando el río ya tenía su desembocadura actual.

Ciénagas de origen fluvial: Ducharmé (1975) y Arias (1985) describen aspectos relacionados con la formación de ciénagas en Colombia, sus características físicas y químicas, y su papel biológico y ecológico.

Las ciénagas son cuerpos de agua localizados en depresiones poco profundas y conectadas al río mediante estrechos canales meandriformes. Estas se forman por acción inundante del río sobre tierras bajas adyacentes y por continua acción erosiva, que origina brazos que eventualmente se convierten en ciénagas y permanecen unidas al río por uno o más caños. Muchas de ellas tienen gran importancia pesquera para la región. La figura 4.17 muestra este tipo de ciénaga.

Según el Himat (1984), existen en Colombia 1.938 ciénagas que cubren alrededor de 4.700 km^2, localizadas principalmente en las cuencas de los ríos Magdalena, Bajo San Jorge, Bajo Cauca, Atrato y Sinú. Son cuerpos de agua cuya extensión varía entre 0,01 y 120 km^2.

Arias (1985) clasifica las ciénagas en cuatro tipos: 1. una ciénaga simple y primaria conectada directamente al río; 2. conjunto o racimo de ciénagas, consistente en una primaria conectada directamente al río y una o más ciénagas secundarias conectadas directa o indirectamente a la primaria; 3. una ciénaga primaria conectada indirectamente al río; y 4. una ciénaga aislada sin conexión con él (véase figura 4.18).

Las ciénagas presentan tres zonas ecológicas bien definidas: 1. *zona de aguas abiertas y de profundidad variable;* puede contener vegetación sumergida o flotante en sitios aislados; 2. *zona de bahías,* por lo regular menos profunda que la de aguas abiertas; y 3. *zona marginal de vegetación,* corresponde a la parte de la orilla ocupada generalmente por vegetación acuática.

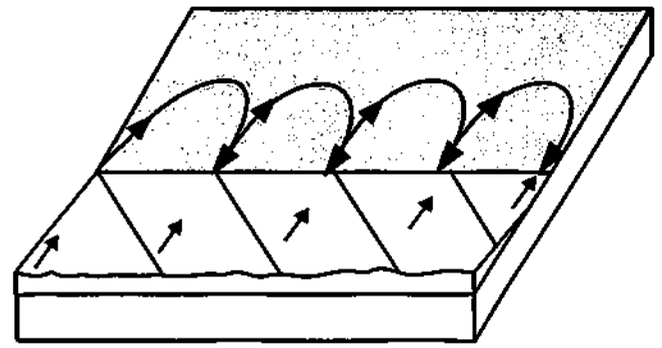


Figura 4.12 Desplazamiento de arenas a lo largo de la playa cuando las olas baten oblicuamente

Fuente: tomada de Raasveldt y Tomic (1958).

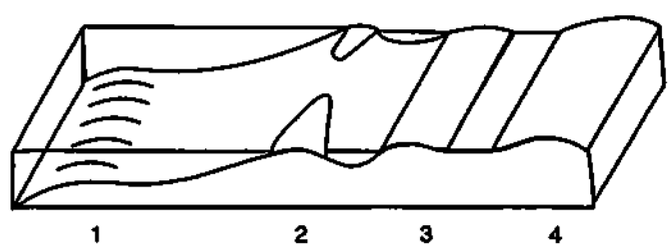


Figura 4.13 Barras playeras formadas por la resaca; las barras están numeradas de 1 a 4, las dos primeras están siempre sumergidas.

Fuente: tomada de Raasveldt y Tomic (1958).

Figura 4.14 Barra de arena, Parque Natural de Salamanca, Atlántico (Colombia)

Estos cuerpos de agua tropicales poseen temperaturas entre 24 y 32 °C y, según la clasificación térmica, son lagos polimícticos cálidos, generalmente continuos, pues su poca profundidad no permite, en la mayoría de los casos, estratificación térmica duradera. Las aguas se calientan durante el día, pero la débil estratificación formada se rompe durante la noche por la acción de los vientos, las corrientes de convección o las lluvias (Ducharmé, 1975).

La importancia ecológica de las ciénagas es resaltada por Arias (1985):

- Son zonas de amortiguación de niveles de agua durante los procesos de inundación.
- La acción inundante-bajante de las aguas en las ciénagas hace de estas un pulmón de purificación, especialmente, reoxigenación.
- Son refugios ecológicos transitorios o permanentes de aves migratorias.
- Son áreas de alta productividad biológica.
- Son zonas de reproducción, alimentación y crecimiento de poblaciones de peces y demás fauna acuática.
- La vegetación acuática asociada representa un papel importante en la absorción de sustancias químicas y tóxicos, purificándola.
- Los planos inundables y áreas anexas son zonas de alta productividad por deposición de nutrientes durante épocas de altos niveles de agua.
- Participan en el balance hídrico del ecosistema y en su ciclo hidrológico.

Lagos de origen meándrico: al erosionarse las orillas meándricas de los ríos, llega un momento en que se unen, en línea recta, sus dos extremos más cercanos formando un lago (véase figura 4.19). Este tipo de lagos es muy frecuente en las regiones tropicales bajas y, según Esteves (1988, 1998), es el tipo de lago

más frecuente en Brasil, donde se conocen con el nombre de "cocha". El nuevo lago o ciénaga formada se seguirá alimentando del río en épocas de lluvias intensas.

Lagos de inundación: son un tipo de lagunas que se encuentran en el Pantanal de Mato Grosso, en la planicie amazónica de Aguas Blancas, donde reciben el nombre de bahías y lagos de *várzeas.* Una de las características de este tipo de lagunas es la gran variación del nivel del agua dependiendo de la precipitación. También existen planicies inundadas de aguas negras llamadas *igapó.* Sioli (1964) representa gráficamente la formación de várzeas en el río Amazonas (véase figura 4.20).

Figura 4.15 Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia), separada del mar por una barra de arena y comunicada con él por una boca principal

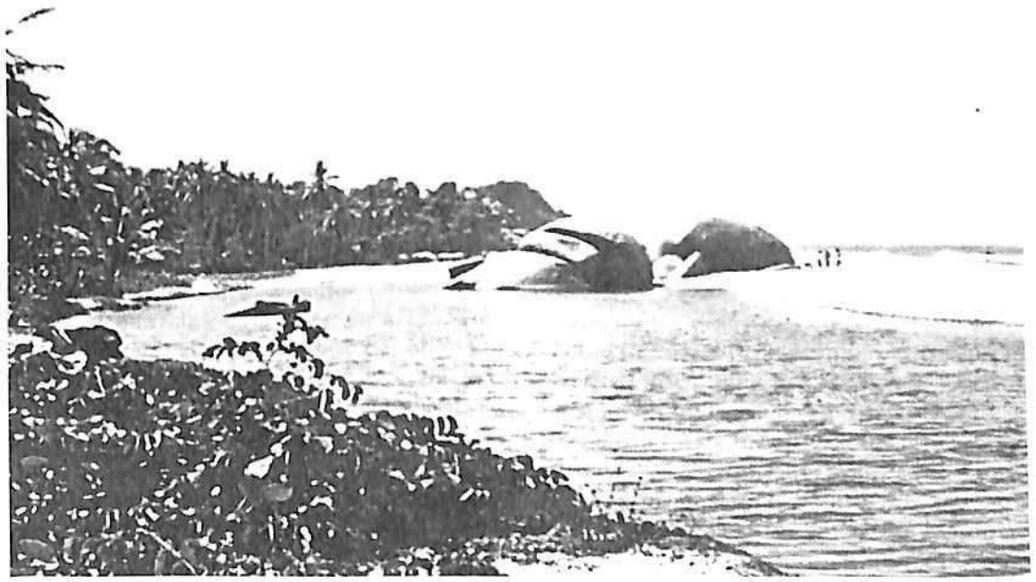


Figura 4.16 Laguna playera, Magdalena (Colombia)

Figura 4.17 Ciénaga de origen fluvial de importancia para la pesca

Los lagos de várzeas se encuentran en las depresiones de la planicie amazónica. La región amazónica en el período de lluvias recibe un exceso de agua, lo que da como resultado una interconexión de varios ríos y lagos, formándose un único sistema. En la época de sequía, los niveles del agua bajan y los diferentes sistemas acuáticos se incomunican o lo hacen solo a través de canales.

Charcas

Aunque no se conocen propiamente como lagos, en estos cuerpos de agua la influencia del sistema terrestre sobre el sistema acuático es máxima, sus límites no son definidos y están sometidos a variaciones drásticas.

Su tamaño y profundidad son mucho menores que los de una laguna, no poseen un sedimento bien diferenciado y, por ello, las comunidades terrestres vecinas pueden colonizar las áreas abandonadas por las aguas, si estas retroceden. Si la presencia de las aguas es temporal, toda la superficie es colonizada por comunidades de reemplazo de naturaleza terrestre, que participan en el ciclo de materia y energía. Su profundidad oscila entre 0,70 y 1,00 m.

Se forman en áreas inundadas y a veces dan lugar a sistemas de gran extensión denominados *zonas húmedas o palustres* (Alonso, 1998).

Las charcas aisladas ocupan cualquier depresión y son muy características de zonas áridas. Por ser aguas temporales que presentan períodos secos y húmedos de duración variable, los posibles colonizadores tienen una serie de requisitos básicos referidos principalmente a la supervivencia durante el período seco, a la capacidad para soportar grandes fluctuaciones ambientales y poseer adaptaciones de sus ciclos vitales a períodos húmedos de duración imprevisible.

Para sobrevivir al período seco, los organismos presentan tres mecanismos (Bevercombe *et al.*, 1973; Thiery, 1978): 1. abandonar el medio cuando las condiciones empiezan a ser adversas, como ocurre, por ejemplo, con odonatos, coleópteros y heterópteros (principalmente los coríxidos e hidrofílidos); 2. producir formas de latencia que puedan conservarse enterradas en el sedimento, siempre y cuando este conserve algún grado de humedad; los anfibios, isópodos, ciclópidos acuden a este mecanismo; y 3. producir huevos durables; este es el mecanismo de adaptación más extendido de muchos grupos taxonómicos; dichos huevos resisten largos períodos de sequía y sirven para dispersar las especies. Las dos últimas adaptaciones constituyen, en este y otros tipos de sistemas, formas de información olvidadas, pero no perdidas, pues se incorporan al sistema cuando las condiciones sean favorables.

La formación de huevos durables en las charcas está sincronizada con determinadas condiciones ambientales de aviso de los períodos de sequía; por ejemplo, los aumentos de la densidad poblacional, el incremento en la concentración de sales en el agua, y la reproducción sexual en cladóceros (los machos solo aparecen en condiciones cambiantes y al final de la temporada húmeda generalmente), entre otros. (Tollinger, 1911). En los dáfnidos, por ejemplo, los huevos están protegidos por un estuche llamado *efipio* o por un engrosamiento de las valvas en los quidóridos. Anostráceos, concostráceos y notostráceos son ejemplos típicos de producción de huevos durables con cubierta protectora de quitina y hematina (da color rojo a los huevos) adornada de diferentes formas, que recubre el embrión y puede servirle, además, para flotar y ayudar en el transporte.

Los huevos durables eclosionan luego de largos períodos de desecación inclusive de varios años. Para ello, no basta la simple hidratación del huevo seco, pues requiere la ocurrencia de factores ambientales determinados; por ejemplo, en aguas mineralizadas, los cambios de salinidad (ocurridos en los primeros estadios del llenado) producen la eclosión de los huevos. No todos eclosionan simultáneamente en las charcas: unos quedan sin hacerlo y constituyen una reserva que asegura nuevas eclosiones si las condiciones permanecen apropiadas.

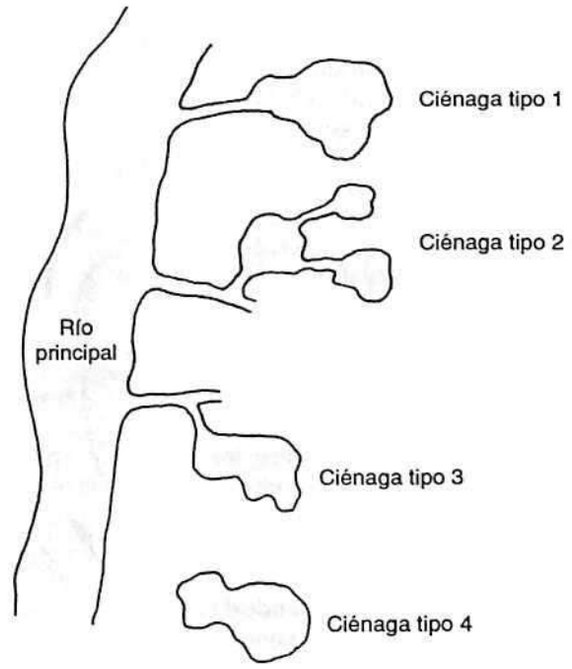


Figura 4.18 Tipos de ciénagas de origen fluvial

Fuente: modificada de Arias (1985).

Forma y tamaño de los lagos

La forma, tamaño y profundidad de los lagos desempeñan un papel importante en el comportamiento físico, químico y biológico de los mismos. Los fenómenos de estratificación térmica, circulación de nutrientes, productividad y eutrofización están ligados directa o indirectamente a la profundidad del

lago, al tamaño y al período de retención del agua.

En el origen de los lagos es importante considerar su tamaño y su profundidad. Lagos de alta montaña, cuyo origen es glaciar, volcánico o tectónico, son más profundos que lagos o ciénagas de origen fluvial, más extensos, y su nivel varía con los períodos de lluvia y sequía.

El origen de los lagos afecta también su forma. Así, lagos formados por disolución del sustrato, de origen volcánico o meteorítico, presenta cuencas circulares o semicirculares; los de origen tectónico las tienen subrectangulares; cuencas de lagunas costeras formadas por barras de arena tienden a ser triangulares (Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia); lagunas y ciénagas de origen fluvial suelen tener formas muy ramificadas o dentríticas; y por último, lagos de origen glacial poseen formas irregulares, dependiendo de la topografía del terreno.

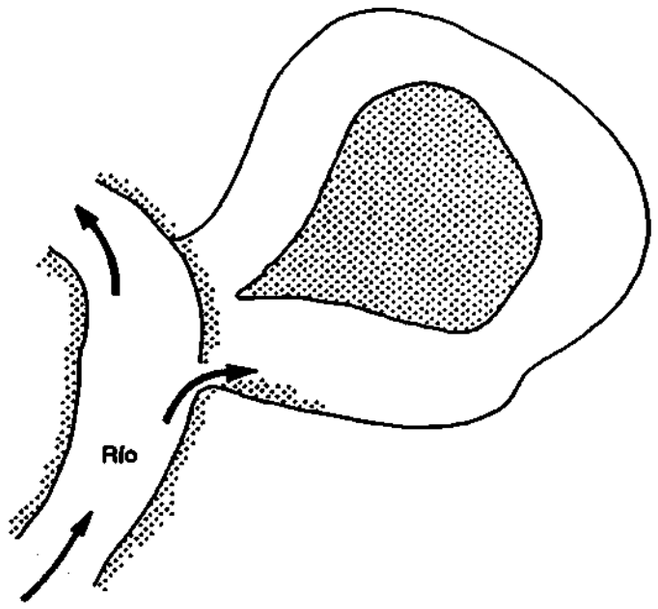


Figura 4.19 Ciénaga de origen meándrico

Fuente: modificada de Arias (1985).

Parámetros morfológicos y morfométricos importantes

La *morfología* es la ciencia que estudia la forma de un determinado elemento, organismo o sistema. En el caso de ecosistemas lenníticos, comprende el estudio del origen y de la influencia de la forma sobre las características físicas, químicas y biológicas. La *morfometría* trata de la cuantificación de los diversos elementos de forma o parámetros morfométricos. Comprende, además, el conjunto de métodos para medir las dimensiones físicas de un sistema. Los *parámetros morfométricos* son dimensiones utilizadas para representar las medidas del sistema (Håkanson, 1981; Sperling, 1999).

Las medidas brindadas por la morfometría son patrones que comparan y cuantifican diferentes formas y volúmenes de lagos.

Todo parte de la construcción de un *mapa batimétrico*, es decir, un trazado del perímetro del lago con los contornos sumergidos, trazados a escala. La figura 4.21 muestra el mapa batimétrico de una represa y la figura 4.22 el de la laguna del Parque Norte, Medellín. Varios autores discuten ampliamente la metodología para la construcción de mapas batimétricos: Welch (1948), Hutchinson (1957) y Wetzel y Likens (1979, 1991, 2000), siendo Håkanson (1981) la obra que prima sobre este tópico.

Los parámetros morfométricos se dividen, según Sperling (1999), en primarios y secundarios. Cole (1983) llama a los primeros *dimensiones superficiales* y a los segundos *dimensiones subsuperficiales*. Los signos que utilizaremos en este libro para cada una de estas dimensiones serán aquellos designados por Håkanson (1981).

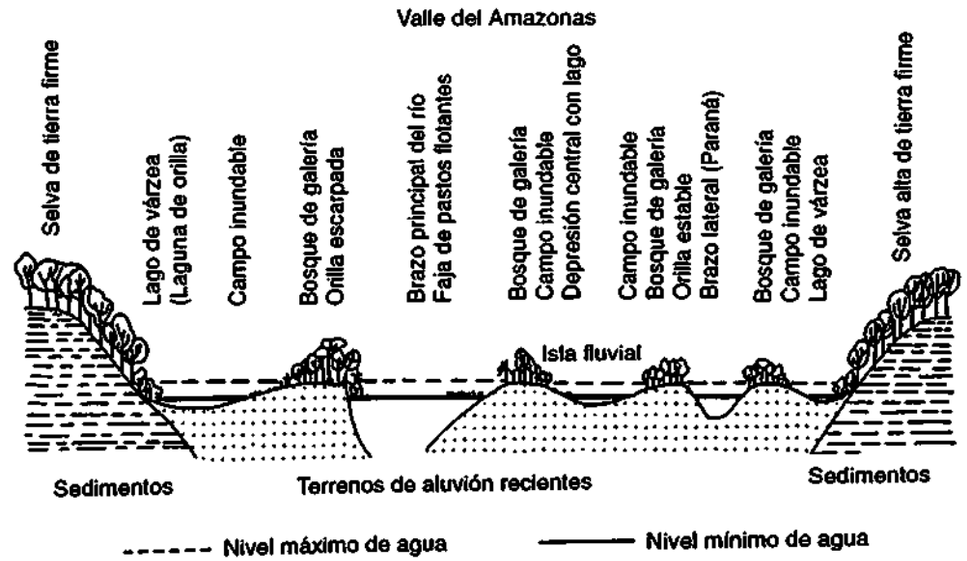


Figura 4.20 Sección transversal esquemática de un lago de inundación del Valle del Bajo Amazonas

Fuente: tomada de Sioli (1964).

Dimensiones superficiales

Son las obtenidas directamente con mediciones hechas en el campo o en el escritorio, usando fotografías aéreas de escala apropiada (Sperling, 1999). Algunos de estos parámetros son: longitud máxima, longitud máxima efectiva, ancho máximo, ancho máximo efectivo, ancho medio, área total, área superficial, perímetro y *fetch* efectivo. Se define a continuación cada una de ellas. Las definiciones citadas fueron tomadas de Håkanson (1981), Cole (1983), Lopretto y Tell (1995) y Sperling (1999).

Longitud máxima ($L_{máx}$, en km): distancia entre los dos puntos más separados del continuo del mapa. No debe cruzar ninguna porción de terreno (a menos que sea una isla que impida la acción del viento). En la mayoría de los casos es una recta; sin embargo, en los ambientes en forma de U o S, es una curva. En cubetas dendríticas, como el embalse El Peñol, no es posible establecer un solo eje máximo. En todos los casos debe especificarse la posición de $L_{máx}$ y expresarlo según la rosa de los vientos (véase figura 4.23).

Longitud máxima efectiva (L_e, en km): es la longitud de la línea recta que conecta los puntos más remotos del cuerpo de agua y a lo largo de la cual la acción del viento y del oleaje no sufre interferencia de terrenos de ningún tipo.

Ancho máximo y ancho efectivo (B y B_e, en km): ambos son medidos en un ángulo aproximadamente recto a la longitud respectiva. Cuando la razón longitud / ancho es aproximadamente igual a 1, se trata de un cuerpo de agua de forma circular (véase figura 4.23).

Ancho medio (B_m): se define mediante la razón área superficial / $L_{máx}$.

Área total (a, en km^2): es la superficie del lago, incluidas todas las islas y demás promontorios limitados por el perímetro del cuerpo de agua.

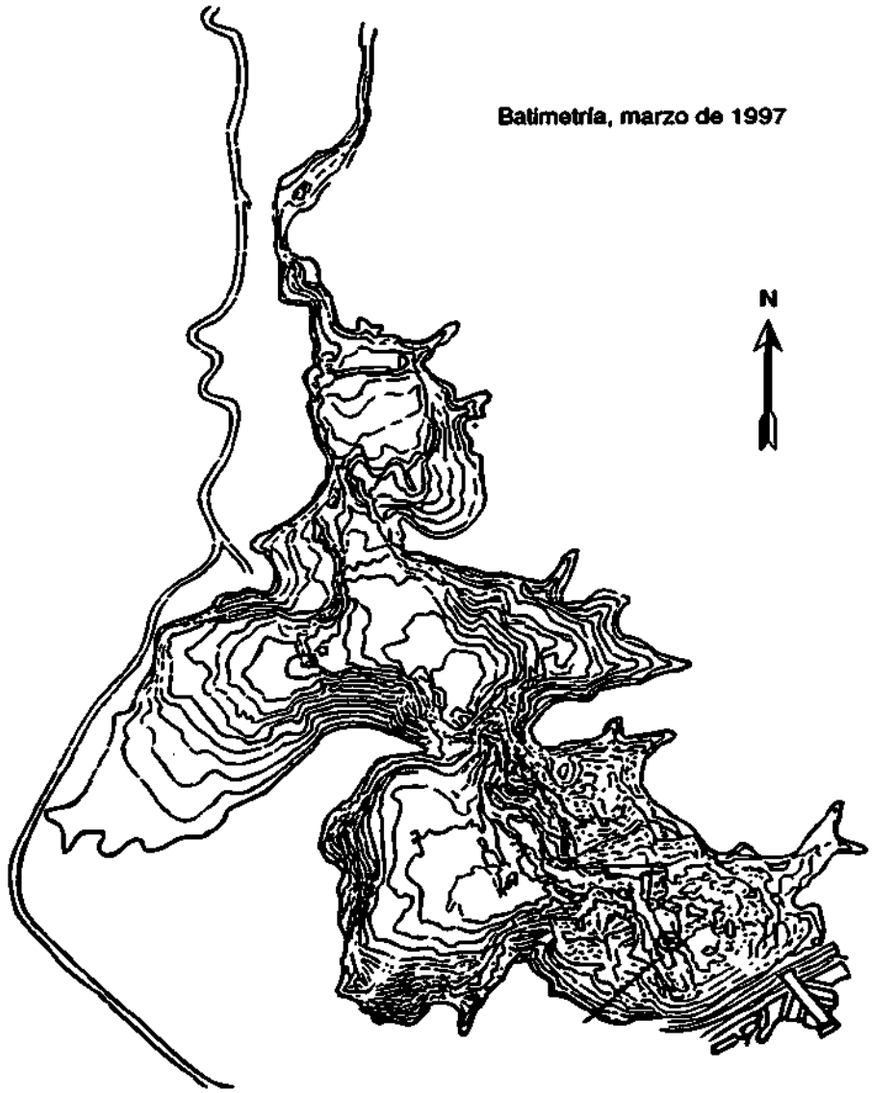


Figura 4.21 Mapa batimétrico de la represa La Fe, El Retiro (Colombia)

Fuente: tomada de Empresas Públicas de Medellín (1997).

Área superficial (A, en km²): es el área total del lago (*a*, en km²) menos el área de todas las islas y rocas dentro de los límites de la línea costera. Existen varias formas de calcularla: con un planímetro polar que mide áreas superficiales planas, mediante el método de los pesos, el del papel cuadriculado o el de las ordenadas de Simpson.

Perímetro o longitud de la línea costera (l_o, en km): es la medida del contorno del lago. Puede hacerse también de varias formas, una de ellas con un *rotómetro* o *correcaminos*.

Índice de desarrollo de la línea costera o de desenvolvimiento de perímetro o de margen (F, adimensional): es la relación entre el perímetro del lago (l_o) y la circunferencia de un círculo que presente la misma área del lago. Proporciona una medida de la irregularidad del perímetro. Una cuenca perfectamente circular tiene un *F* de 1; las cuencas irregulares presentan valores mayores que 1. Valores de *F* mayores que 10 son muy escasos. Es importante conocer *F*, porque la puerta de entrada de los nutrientes al lago es función del perímetro. Teóricamente, de dos lagos similares en todos sus rasgos morfométricos, excepto en *F*, aquel con mayor *F* será más productivo. Su fórmula es:

$$F = (l_o / 2(\pi A)^{0.5}.$$

Fetch efectivo (L_f, en km): distancia máxima de actuación del viento sobre las olas en el espejo de agua a partir de un punto determinado. La forma de cálculo más detallada de este parámetro es la brindada por el Beach Erosion Board, citada en Håkanson (1981), que considera diferentes direcciones del viento (véanse figuras 4.24 y 4.25). La figura 4.24 se dibuja en papel transparente y su eje central radial se coloca contra la dirección del viento. Luego, para cada ángulo de desviación y_i, se mide la distancia (x_i en km) desde la estación o sitio de muestreo a la tierra o isla más próxima. El *fetch* efectivo se calcula con la fórmula:

$$L_f = (\Sigma x_i \cos y_i) (S' \Sigma \cos y_i)^{-1},$$

donde:

y_i equivale a ±6°, ±12°, ±18°, ±24°, ±30°, ±36° y ±42°.

$\Sigma \cos y_i$ es una constante equivalente a 13,5.

S' es la escala del mapa, S' $(10^5)^{-1}$.

Dimensiones subsuperficiales

Se generan por medio de cálculos realizados con ayuda de los parámetros primarios.

Profundidad máxima ($D_{máx}$, en m): por definición constituye la parte más profunda del lago. Se obtiene por levantamiento batimétrico. En los lagos naturales el punto más profundo se sitúa generalmente en el centro del cuerpo de agua, mientras que en los embalses la profundidad máxima se localiza generalmente junto a la presa (véase tabla 4.2).

Profundidad media (D_m, en m): se obtiene mediante la relación entre volumen y área:

$$D_m = V / a.$$

La profundidad media muestra una correlación inversa con respecto a la productividad en todos los niveles tróficos de los lagos grandes. Esta relación pierde valor en los pequeños (Wetzel, 1981 y 2001). Existe, además, una correlación inversa de la profundidad media con respecto a la densidad fitoplanctónica y el coeficiente de difusión vertical de la temperatura (LeCren y Lowe-McConnell, 1980; Cole, 1983), y directa entre la profundidad media y la capacidad del cuerpo de agua para absorber factores externos de estrés (Vollenweider, 1976).

Conociendo las dos dimensiones anteriores, puede obtenerse la relación $D_m / D_{máx}$, una de las maneras de describir la forma del lago. El valor de esta relación en un cono ideal de volumen igual a la unidad es 0,333 y en los cuerpos de agua que se aproximan a una forma de parábola elíptica tiene un valor de 0,5 (Cole, 1983). Solo dos lagos del mundo presentan profundidades medias superiores a 500 m; son ellos, el lago Baikal (730 m) y el Tanganica (570 m) (Sperling, 1999).

Profundidad relativa (D_r, en %): se obtiene por medio del cociente entre la profundidad máxima y el diámetro medio del lago:

$$D_r: [D_{máx} 100] / [2(a/\pi)^{0.5}] = 88{,}6 D_{máx} / (a)^{0.5}.$$

En general, los cuerpos de agua pequeños tienen D_r mayores cuando comparados con lagos grandes (Cole, 1983). Los lagos con una profundidad relativa baja están menos protegidos contra el viento y muestran, por tanto, menor transparencia. Esto indica un

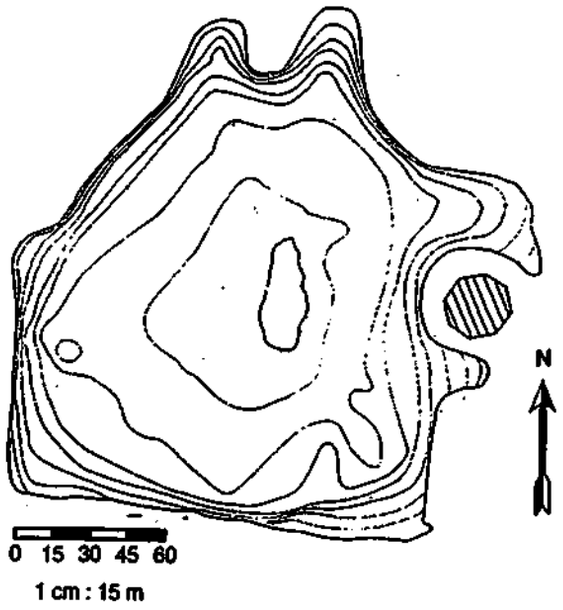


Figura 4.22 Mapa batimétrico de la laguna del Parque Norte

incremento en la producción fotosintética (Sperling, 1994). La profundidad relativa puede ser utilizada, además, para describir la estabilidad de la estratificación en los lagos

Tabla 4.2 Lagos más profundos del mundo

Lago	*Profundidad máxima (m)*
Baikal (Rusia)	1.741
Tanganica (África)	1.471
Caspio (Cáucaso)	1.025
Malawi (África)	706
Issyk-kul Quirguízia (Asia Central)	702
Matana (Indonesia)	590
Crater (Estados Unidos)	589
Toba (Indonesia)	529
Hornindalsvtan (Noruega)	514

Fuente: tomada de Sperling (1999).

(Håkanson, 1981): lagos con D_r alto presentan una mayor estabilidad.

Los lagos profundos y de área pequeña tienen valores de $D_r > 4\%$, mientras que en aquellos con área grande y poca profundidad $D_r < 2\%$; alguno de los lagos del mundo se ajustan a este tipo.

Volumen (V, en km³): la determinación del volumen total de un lago implica conocer su volumen a cada profundidad determinada (véase tabla 4.3). Håkanson (1981) presenta la siguiente ecuación para determinar el volumen de un lago, cuando este tiene una curva hipsográfica relativa de tipo convexo:

$$V = \sum 0{,}33h\,[a_i + a_{i+1} + (a_i \times a_{i+1})^{0{,}5}].$$

Para lagos con curvas relativas de tipo cóncavo, la fórmula propuesta por Håkanson es:

$$V = \sum 0{,}50h[a_i + a_{i+1}],$$

donde:

h es el intervalo entre una línea de contorno y otra, en m.

a_i es el área total (área acumulativa) dentro de los límites de la línea de contorno, en km².

En América del Sur, los tres lagos con mayor volumen son: el Titicaca (830 km³), el Maracaibo (280 km³) y el Argentino (170 km³) (Sperling, 1999).

Índice de desarrollo del volumen (V_d, adimensional): es la razón entre el volumen del lago y el volumen de un cono hipotético con área igual a la del lago y altura equivalente a su profundidad máxima:

$$V_d = V_{real} / V_{cono\ hipotético} = 3V / a \times D_{máx} = 3D_m / D_{máx}$$

Cuando V_d es igual a 1, se trata de un cono igual al teórico; cuando es menor que 1, entonces el lago es del tipo convexo y tiene forma similar a la letra V; si V_d es mayor que 1 es

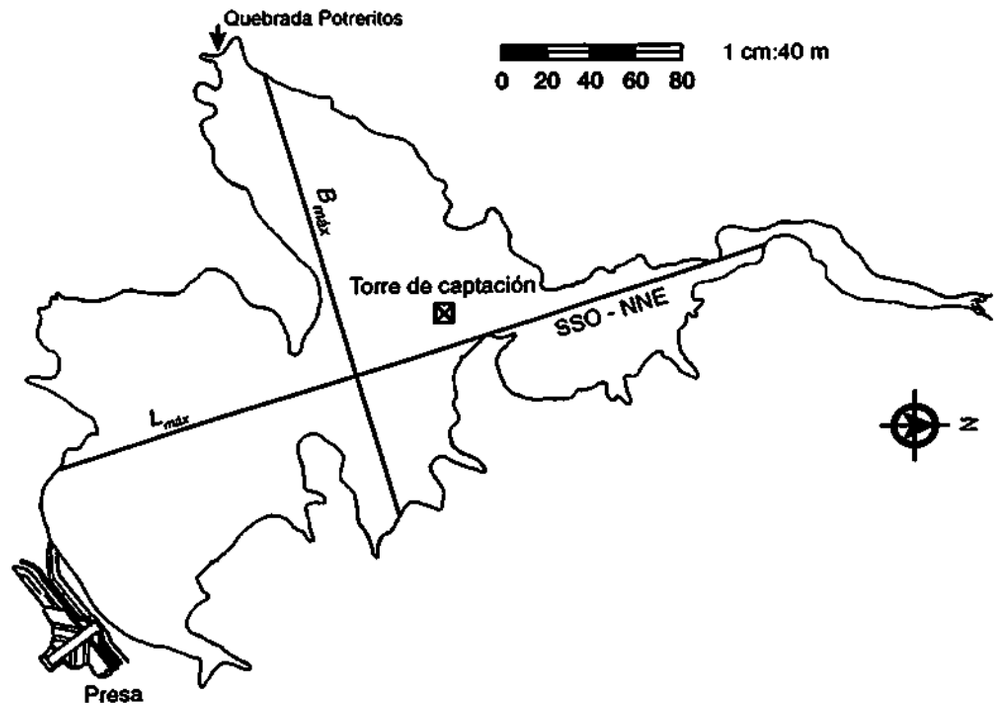


Figura 4.23 Mapa de la represa La Fe que presenta la longitud ($L_{máx}$) y ancho máximos ($B_{máx}$)

Fuente: tomada de Empresas Públicas de Medellín (1997).

de tipo cóncavo y tiene forma de U (véase figura 4.26).

Gorham (1958) encontró que los V_d mayores que 1 son típicos, lo cual significa que la mayoría de los lagos tienen cubetas en forma de U. Los lagos poco profundos con grandes áreas presentan V_d mayores que 1, es decir, tienen forma de platillo volador o de lenteja. Este parámetro brinda información apropiada solo si se conocen otras medidas morfométricas (Cole, 1983).

Tabla 4.3 Lagos de mayor volumen en el mundo

Lago	Volumen (km³)
Caspio (Cáucaso)	78.200
Baikal (Rusia)	23.000
Tanganica (África)	18.300
Superior (Norteamérica)	12.230
Malawi (África)	6.140
Michigan (Norteamérica)	4.920
Hurón (Norteamérica)	3.540
Victoria (África)	2.700

Fuente: tomado de Sperling (1999).

Curva hipsográfica: es la representación gráfica de las relaciones entre profundidad, área y volumen. Se conocen como curvas de área-profundidad y volumen-profundidad (véase figura 4.27). Para las diversas profundidades son calculadas el área del estrato y el volumen de agua acumulado, de acuerdo con los procedimientos descritos. Los datos se grafican y se obtiene una curva que describe la forma de la cubeta lacustre (Håkanson, 1981; Cole, 1983).

Tiempo de residencia del agua: el tiempo de residencia o retención hidráulica es un parámetro que afecta los procesos de descom-

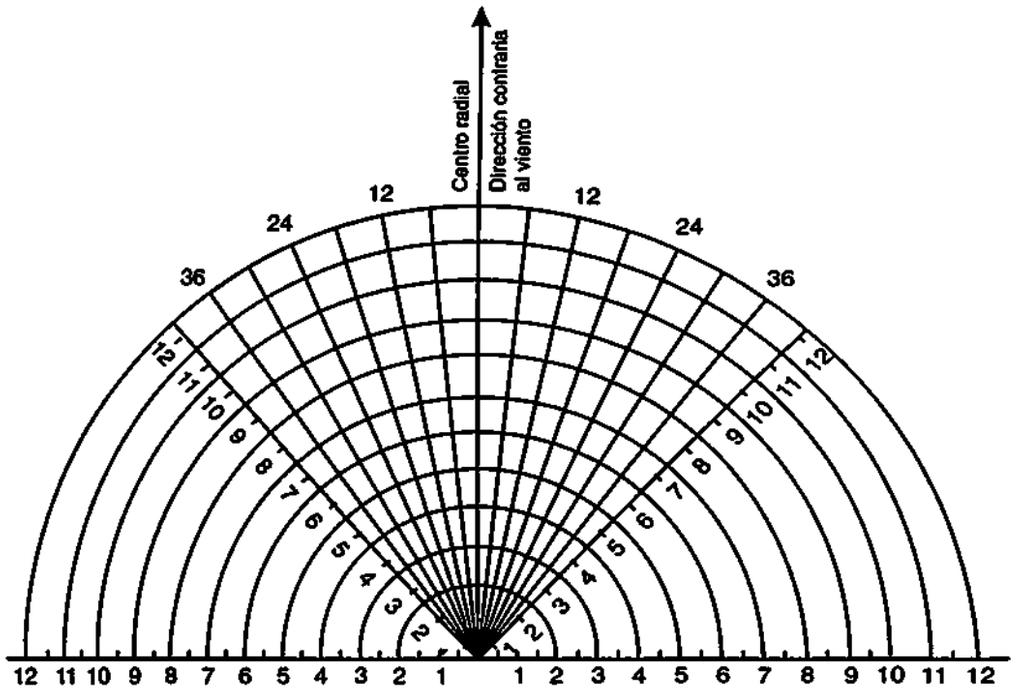


Figura 4.24 Herramienta gráfica diseñada por el Beach Erosion Board para obtener el valor de *fetch*

Fuente: tomada de Hákanson (1981).

posición en lagos y sobre todo en embalses. Embalses con bajos tiempos de retención tienden a la oligotrofia y con tiempos prolongados, a la eutrofia. El tiempo de residencia se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$T = \frac{f \times V}{Q},$$

donde:

f es el factor de conversión de segundos a días (10^6 m^3/ 1 Mm^3 × 86.400 s = 11,57).

T es el tiempo de residencia (en días).

Q es el caudal medio mensual aportado (en m^3/ s).

V es el volumen del embalse (en Mm^3).

Altura sobre el nivel del mar: en el trópico, la altura de los lagos sobre el nivel del mar constituye un parámetro fundamental. La temperatura en los trópicos varía con la altura, pero permanece más o menos constante a lo largo del año. Los lagos de alta montaña tropicales suelen ser profundos, oligotróficos y polimícticos fríos; los lagos o ciénagas en las partes bajas son poco profundas (2 a 5 m en promedio), meso a eutróficos y polimícticos cálidos (véase tabla 4.4).

Algunos lagos se forman en depresiones del terreno cuyo punto más profundo se sitúa bajo el nivel del mar (véase tabla 4.5). Este fenómeno se presenta en la mayoría de los lagos más profundos del mundo. Estas cavidades se denominan *criptodepresiones* (Sperling, 1999).

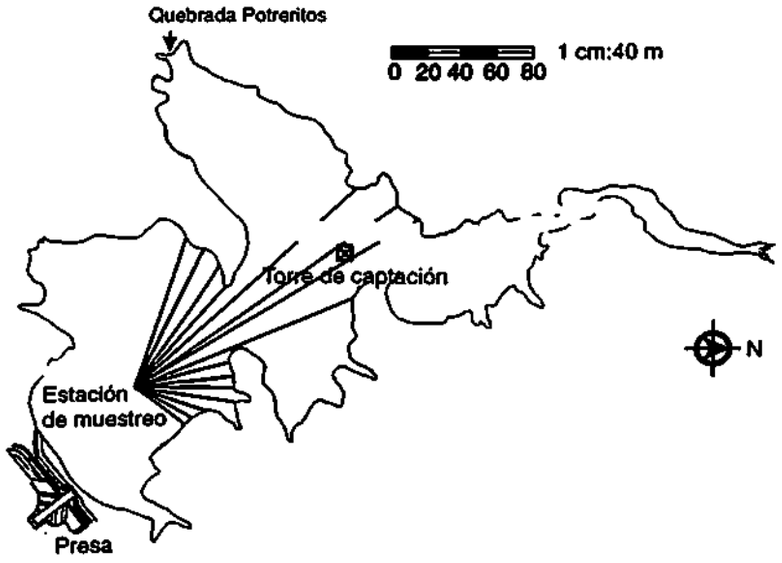


Figura 4.25 Mapa de la represa La Fe; obsérvese la manera de obtener el valor *fetch*

Fuente: tomada de Hákanson (1981).

Tabla 4.4 Lagos del mundo situados a mayor altura sobre el nivel del mar

Lago	*Altitud (msnm)*
Pomo (Tibet/Nepal)	4,936
Tangra (Himalaya)	4,724
Kyaring (Nepal)	4,708
Terinam (Himalaya)	4,684
Nam (Tibet)	4,627
Ziling (Himalaya)	4,495
Yamdrok (Himalaya)	4,374
Ngoring (China)	4,270
Pangong (India)	4,248

Fuente: tomado de Sperling (1999).

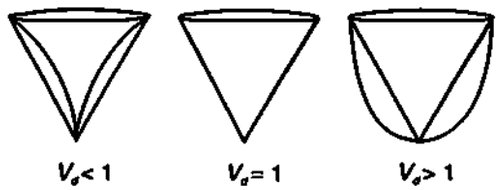


Figura 4.26 Cambios en los valores del índice de desarrollo del volumen (V_d) como consecuencia de las variaciones en la morfometría del lago

Tabla 4.5 Criptodepresiones

Lago	*Cota del fondo (m)*	*Cota de la superficie (m)*
Baikal (Rusia)	−1.285	456
Tanganica (África)	−688	783
Mjösen (Noruega)	−362	121
Fagnano (Argentina)	−309	140
Matana (Indonesia)	−208	382

Fuente: tomado de Sperling (1999).

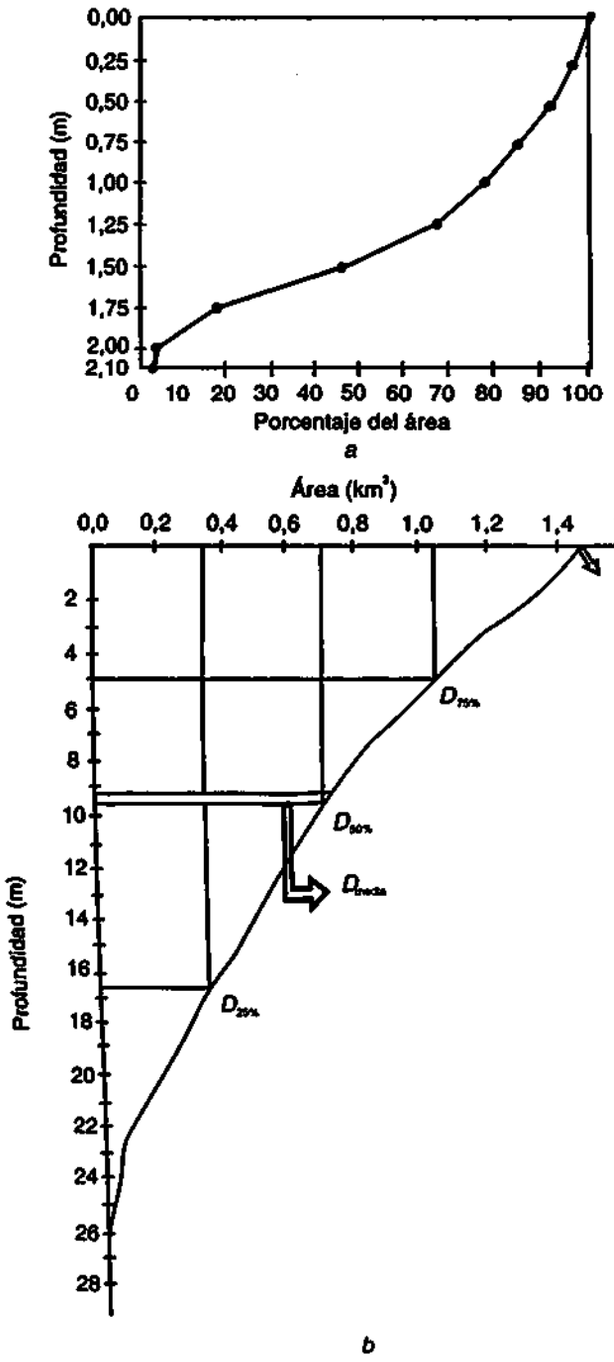


Figura 4.27 Curvas hipsográficas. *a.* Laguna del Parque Norte; *b.* Represa La Fe.

Fuente: Ramírez (2000) y Hernani y Ramírez (2000).

5

Los ríos

La primera impresión que se tiene cuando se mira un río es la de la fuerza de su corriente, las dimensiones de su cauce, las piedras y rocas de su fondo y la forma de sus orillas. Los ríos, riachuelos, arroyos y quebradas son ecosistemas acuáticos de *aguas corrientes o lóticas*, asociados comúnmente a lugares de erosión, transporte y sedimentación de materiales. Aunque las corrientes forman parte de los ecosistemas terrestres en casi todo el mundo, estas solo cubren cerca del 1% de su superficie. Sin embargo, los ríos llevan anualmente al mar cerca de 37.000 km^3 de agua (Hynes, 1972), lo que representa una enorme cantidad que, si se extendiera sobre la superficie terrestre, formaría una capa equivalente a 2.500 mm de lluvia. Si se tiene en cuenta un promedio de altura de 825 msnm, la cantidad de energía gastada por los ríos en un año equivaldría a 1.014 kW / h, o sea, cien veces más de la producida por el hombre en 1950 (Hynes, 1972).

Hynes (1972) muestra otros datos que cuantifican el agua contenida en el planeta. Así, el 2,8% del total, es decir, 1.337.000 km^3 se encuentra en la tierra, y de esta, cerca del 2,24% está atrapada en glaciares y capas polares. Los lagos contienen solo el 0,009% del total y los ríos cerca del 0,001%. Esto sin contar el agua en la atmósfera y el agua subterránea.

La tabla 5.1 presenta algunos datos de interés sobre los ríos más largos y caudalosos del mundo; en ella vemos cómo algunos ríos de longitudes similares tienen caudales totalmente diferentes. Así, los ríos Amazonas y Nilo con longitudes de 6.770 y 6.695 km respectivamente, poseen caudales por completo disímiles.

Oglesby *et al.* (1972) presentan una serie integrada de reportes acerca de la ecología de los ríos, en la cual se tratan aspectos tan variados como flora, fauna, fisicoquímica, morfología, sedimentación y aspectos socioeconómicos.

El agua que transportan los ríos está íntimamente ligada al ciclo hidrológico. Del agua que cae como lluvia o nieve, solo una porción llega hasta los cauces, parte se evapora directamente de las rocas, el suelo y la vegetación, parte es tomada por las raíces de las plantas y otra entra como agua subterránea.

La cantidad de lluvia varía enormemente de región a región. Así, en el norte de Chile, Perú y Colombia, donde hay regiones desérticas o semidesérticas, las precipitaciones pueden ser menores de 100 mm al año; la región amazónica puede presentar precipitaciones entre 3.000 y 4.000 mm al año; y la Costa Pacífica de Colombia (Chocó, principalmente) entre los 8.000 y 12.000 mm. De ahí que deba existir una política clara de conservación de bosques, sobre todo en zonas de alta precipitación, pues la falta de legislación trae consigo fuerte erosión del terreno,

Tabla 5.1 Longitud y caudal promedio de algunos de los ríos más grandes del mundo

Nombre	*Longitud (km)*	*Caudal promedio (m^3/s)*
Amazonas (Suramérica)	6.770	212.400
Nilo (África)	6.695	3.100
Mississippi (Estados Unidos)	6.020	17.300
Yangtze (China)	5.980	21.810
Yenisei (Rusia)	5.540	17.390
Ob (Rusia)	5.410	12.490
Congo (África)	4.700	39.650
Amur (Rusia)	4.440	10.900
Lena (Rusia)	4.400	15.490
Wang Ho (China)	4.180	3.300
MeKong (Asia)	4.000	11.040
Paraná (Suramérica)	3.940	14.900
Saint Lawrence (Estados Unidos)	3.700	14.160
Orinoco (Suramérica)	3.460	16.990
Ganges (India)	2.900	38.500
Irrawaddy (Birmania)	2.090	13.560

sedimentación de los lechos de los ríos e inundación en las áreas aledañas.

Origen de los ríos

Al igual que los lagos, los ríos presentan orígenes muy variados. En regiones volcánicas, la deposición de lava puede formar canales a lo largo de los cuales se encauza el agua proveniente de la lluvia o deshielo.

La mayoría de los ríos se forma por excavación causada por la fuerza de la corriente sobre el terreno. El agua lluvia busca las depresiones naturales y comienza a labrar las áreas más vulnerables hasta llegar a las partes más bajas y a los valles. Cañones muy pronunciados y profundos son el resultado de la lenta erosión provocada por las corrientes durante miles de años. A lo largo de la cordillera de los Andes nacen cientos de riachuelos a partir de lagos que se han formado por el proceso de deshielo de los picos nevados.

Igualmente, los páramos de los Andes, localizados por encima de 3.200 msnm, constituyen una inmensa reserva de agua, pues se comportan como una esponja que va soltando lentamente su contenido, alimentando miles de riachuelos que finalmente harán parte de numerosas cuencas hidrográficas. También se presenta el caso de algunos riachuelos que nacen en zonas altas de los Andes a partir de aguas termales cargadas de sales minerales y azufre, y constituyen de esta manera corrientes de características químicas poco usuales, como el río Vinagre, que nace en las estribaciones del volcán Puracé y que presenta un pH promedio de 2,0 (véanse figuras 5.1 y 5.2).

Mientras mayor sea el volumen de agua y la pendiente, mayor será la erosión y la formación de tributarios de varios órdenes. La erosión mecánica implica abrasión del sustrato y desgaste del mismo, y forma así los canales o lechos de los ríos. Pero los lechos también pueden formarse por disolución química del sustrato, por ejemplo, rocas carbonatadas al paso de aguas cargadas de ácido carbónico u otro ácido. La velocidad de formación depende del tipo de roca, de la pendiente, del clima y de la composición química del agua. Mientras mayor sea la pendiente, mayor será la capacidad de arrastrar materiales abrasivos y más fuerte el impacto que estos causen sobre el sustrato.

En zonas boscosas tropicales, donde se presentan lluvias todo el año, los ríos mantienen volúmenes de agua más o menos constantes. Pero en zonas cálidas y semiáridas durante varios meses del año no hay precipitación y los cauces de los ríos se secan por completo. Cuando vuelven las lluvias, son torrentosas y corren por caminos irregulares, formando cada vez otros nuevos y, dependiendo de la fuerza de la corriente y del arrastre de materiales, que puede ser de rocas de varios cientos de kilos, pueden destruir a su paso puentes y carreteras.

Las corrientes se pueden dividir en tres clases:

Corrientes permanentes: reciben sus aguas de nacimientos subterráneos o caídas, lo que implica que el nivel del cauce siempre será menor que el del nacimiento.

Corrientes intermitentes: reciben el agua de escorrentía superficial y pueden secarse durante períodos de sequía.

Corrientes interrumpidas: alternativamente corren por cauces superficiales o subterráneos, dependiendo de la naturaleza del terreno. En terrenos calcáreos, el ácido carbónico presente en el agua puede disolver el sustrato y formar cavernas.

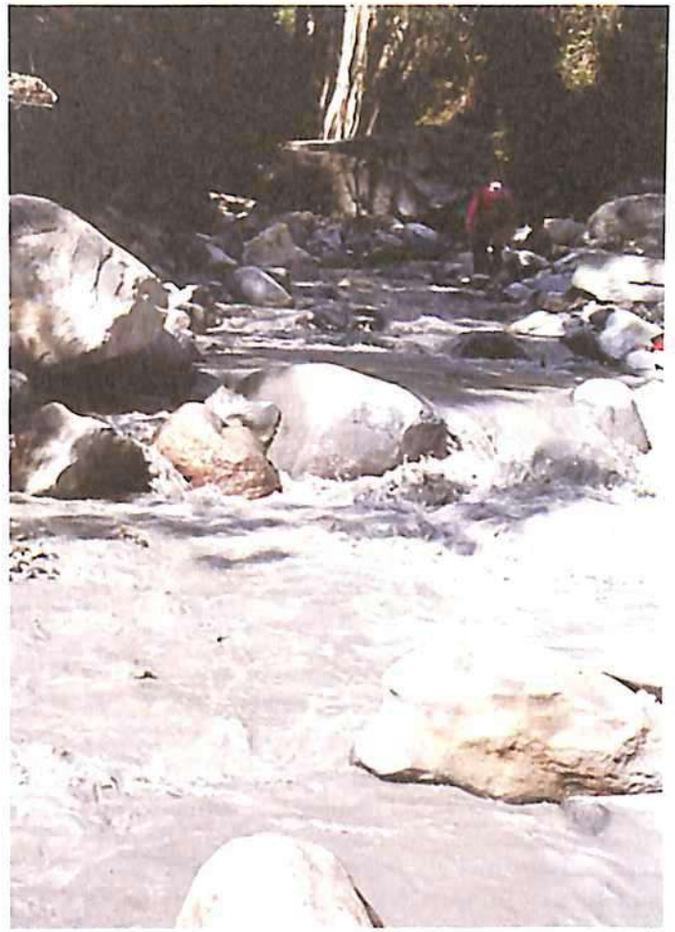


Figura 5.1 Río Vinagre, Parque Puracé (Colombia)

Características de las cuencas de drenaje

Una cuenca de drenaje o área de captación incluye el conjunto de todos los tributarios que alimentan un canal principal o grupo de canales o cauces. La cuenca de drenaje presenta un patrón ramificado o dendrítico, que desarrolla una jerarquía de tributarios que se vuelve más compleja aguas abajo. La menor corriente se denomina de *orden 1*, la unión de dos corrientes de orden n crea una corriente de orden $n + 1$ (véase figura 5.3). Las corrientes de orden 1 son aquellas terminales más jóvenes que no poseen tributarios. Las corrientes de orden 2 son las que se forman por la unión de al menos dos tributarios de primer orden o tipo 1; las corrientes tipo 3 se forman por la unión de tributarios tipo 2; las de tipo 4, por 2 y 3, y así sucesivamente. El número de orden debe estar referido a la escala cartográfica que se está utilizando. Esto constituye un sistema en el cual, a medida que una corriente aumenta en orden, también lo hace en tamaño. Esta clasificación es la base del concepto de *río continuo* (Vannote *et al.*, 1980).

Morfología y tipología de los cauces

Varios factores gobiernan los procesos físicos y morfológicos de los ríos. Entre los factores que influyen en la morfología están el clima local, la naturaleza de la vegetación riparia,

Figura 5.2 Riachuelo de aguas termales, Parque Puracé (Colombia)

el uso de la tierra en su área de influencia y la intervención directa del hombre por extracción de materiales y modificación del curso. Ya que el tamaño y el volumen del sedimento desempeñan un papel importante en la morfología de los cauces, su patrón y forma de depósito se utilizan para la clasificación morfológica.

La figura 5.4 representa un patrón conceptual de los tipos morfológicos de grandes cauces. Allí se observa de izquierda a derecha una disminución en la estabilidad del cauce y un aumento de aporte de sedimentos. De abajo hacia arriba se aprecia un aumento en el gradiente del cauce, disminución en su estabilidad y aumento en el tamaño de los sedimentos. Obsérvense igualmente los patrones de deposición de sedimentos.

La figura 5.5 muestra la clasificación morfológica de los grandes cauces, desde rectos hasta meándricos tortuosos; la 5.6 representa los patrones de deposición de sedimentos en forma de barras; y la 5.7, la actividad lateral en los cauces.

Patrones de drenaje

El total del área que recibe las aguas de un sistema de corrientes (ríos, riachuelos y quebradas) recibe el nombre de *cuenca de drenaje* o *cuenca hidrográfica*. Como se mencionó, un sistema de corrientes se forma a partir de nacimientos de agua en las partes altas de las montañas que, aprovechando la topografía del terreno y por erosión, van formando cauces o lechos hasta llegar a los valles y finalmente al mar.

El tamaño de una cuenca varía desde pocos kilómetros cuadrados (microcuenca) hasta miles o millones, como la del Amazonas, con un área de 6.500.000 km^2 (Rzóska, 1978); la cuenca del Orinoco, con 950.000 km^2 (Vásquez y Sánchez, 1984); la del Magdalena con 435.000 km^2 (IGAC, 1977), y la de Río Grande, Colombia, con 1.294 km^2 (Arias y Londoño, 1984).

Los factores que más interesa considerar en una cuenca hidrográfica son la naturaleza geológica del terreno y el estado de los suelos superficiales, ya que estos son la fuente del tipo de materiales que arrastran las corrientes. Por tanto, la naturaleza fisicoquímica de las aguas de una cuenca de drenaje, al igual que su productividad biológica, están en función de la naturaleza de sus suelos, su uso y su estado de conservación.

Los patrones de drenaje de las cuencas, a su vez, se clasifican de acuerdo con la forma en que se distribuyen sus tributarios. Reid (1966) y Gordon *et al.* (1994) consideran nueve patrones básicos (véase figura 5.8):

Tipo dendrítico: los tributarios se distribuyen en forma de neuronas.

Tipo radial: ocurre cuando las corrientes se originan a una altura simétrica; por ejemplo, en un volcán.

Tipo centrípeto: los tributarios parten de un punto central hacia la periferia.

Tipo rectangular: los tributarios se distribuyen formando rectángulos.

Tipo pinado: las corrientes se ubican una frente a otra con respecto al afluente principal.

Tipo enrejado: se presenta en zonas montañosas donde las crestas de las montañas están orientadas de manera paralela. De esta manera los tributarios llegan al río principal formando un ángulo recto.

Tipo paralelo: los tributarios se ubican paralelos con respecto al afluente principal.

Tipo distributario: las corrientes parten de un eje central y se ramifican como las raíces de un árbol.

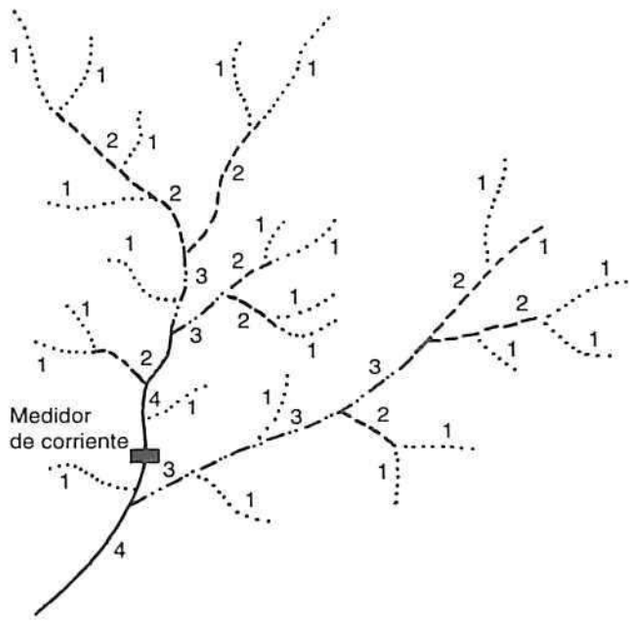


Figura 5.3 Red de drenaje que ilustra el orden de clasificación de corrientes para una cuenca de cuarto orden

Fuente: tomada de Church (1982).

Tipo anular: varios cauces centrales se juntan formando una especie de anillo.

La figura 5.9 representa una comparación teórica de las eficiencias de los patrones de drenaje. Nótese que los puntos de partida tienen la misma posición, pero su punto de unión varía en cada uno de los casos.

Naturaleza del lecho de los ríos

El *lecho* está conformado por distintos tipos de sustrato que va desde rocas o peñas hasta arena muy fina y arcilla. La determinación del tipo de sustrato de un lecho es muy importante, pues de él depende el establecimiento de la flora marginal y la fauna bentónica específica (véase tabla 5.2).

Se asocia a los lechos rocosos y pedregosos una fauna con diversas adaptaciones

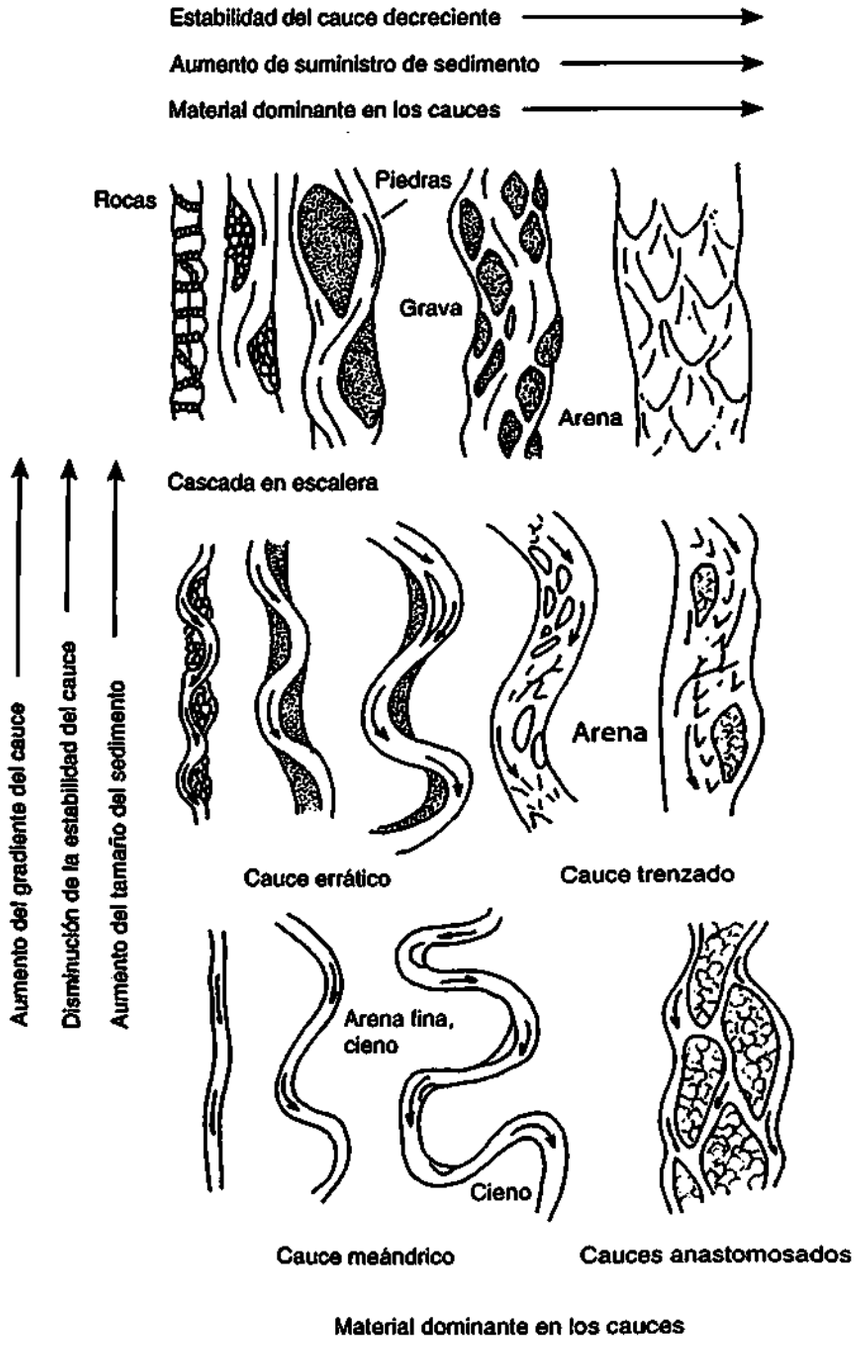


Figura 5.4 Patrón conceptual de los tipos morfológicos de los grandes cauces

Fuente: tomada de Church (1982).

morfológicas como ganchos, ventosas y cuerpos aplanados a manera de mecanismo para no ser arrastrados por la corriente. Por lo regular, en estos sustratos la fauna es muy diversa, cuando aún no han sido contaminados. Además, es frecuente que en estos lugares se acumulen residuos vegetales como ramas, hojas y troncos sin descomponer, lo que sirve de refugio para numerosas especies, incrementándose de esta manera la diversidad.

Sustratos pedregosos, con cascajo y guijarros, generalmente se localizan en zonas de rápidos, por lo que las especies que allí viven son similares a las del sustrato rocoso, pero en general menos diversas. Lo anterior se debe a que este tipo de sustrato es más vulnerable a la fuerza de las crecientes en época de fuertes lluvias.

Sustratos arenosos de aluvión y de arcilla se localizan en las partes bajas de los ríos, donde la corriente es baja. Estos tipos de sustrato son muy pobres en fauna bentónica, ya que son un medio muy inestable para su establecimiento. La fauna allí predominante está constituida por organismos adaptados a eventuales bajas de oxígeno, como oligoquetos, moluscos y quironómidos. A medida que el río va llegando a los valles, la velocidad del agua disminuye.

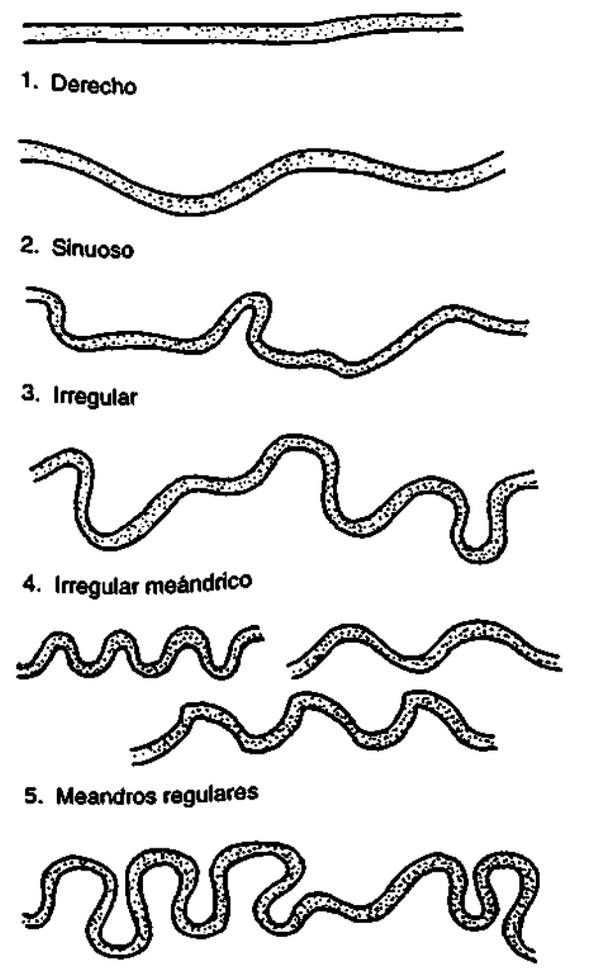


Figura 5.5 Clasificación morfológica de los grandes cauces

Fuente: tomada de Church (1982).

Dinámica fluvial

Aspectos como flujo de la corriente, velocidad, descarga, transporte de materiales, tipo de cauce y otros, pertenecen al campo de la hidrología, pero su dinámica es un factor fundamental para el establecimiento de las comunidades biológicas en las corrientes.

Tipos de flujo

El *flujo* o la manera como el agua corre en su lecho depende en gran parte de la morfología de este último. Existen dos tipos de flujo, a saber: laminar y turbulento. El *laminar* es característico de aguas viscosas y lentas, así que todo el líquido se mueve en capas paralelas y a la misma velocidad; el agua da la impresión de estar quieta.

El *flujo turbulento* comienza cuando la corriente adquiere velocidad y su movimiento

se vuelve irregular. El tipo de movimiento adquirido depende de la naturaleza del canal, el cual puede aumentar la turbulencia si presenta lechos tortuosos y con muchas irregularidades morfológicas.

La velocidad

Es la distancia que una masa de agua recorre en una unidad de tiempo y se mide por lo regular en metros por segundo (m / s). La velocidad se ve afectada por los materiales disueltos y suspendidos en el agua, por la naturaleza del sustrato y por la vegetación localizada a lo largo de su cauce. Aguas muy lentas pueden moverse solo a 0,2 m / s; en cambio, aguas rápidas pueden alcanzar velocidades promedio de hasta 1,8 o 2,0 m / s; velocidades mayores son escasas. Cauces que ofrecen poca resistencia favorecen un movimiento más rápido del agua, que los que poseen fondos rocosos e irregulares.

La descarga o caudal

Es el total de agua de una corriente que pasa por un punto en un determinado período de tiempo. La forma más simple de medirlo es multiplicar el área transversal de la corriente por la velocidad de flujo de un objeto flotante como, por ejemplo, una naranja, por ser este un objeto que se observa con mucha facilidad.

Para calcular la descarga Hynes (1972) presenta la siguiente fórmula :

$$D = A \times v = \frac{wdal}{t},$$

donde:
D es la descarga o caudal,
A, el área de la sección transversal del río,
v es la velocidad del objeto flotante,
w, la anchura del lecho,
d es la profundidad media del río,
a es un coeficiente que varía de 0,8 si el cauce es rugoso, a 0,9 si es liso.
l es la distancia recorrida por el objeto flotante.
t es el tiempo recorrido por el objeto.

La medición de la descarga o caudal de una corriente es denominada *aforo* por los hidrólogos, y se expresa en litros o metros cúbicos por segundo (m^3 / s). En la fórmula anterior se observa que la medida de la descarga está determinada por la forma del cauce, por el área transversal, por la profundidad media, por la naturaleza del sustrato y la pendiente del lecho.

A partir de ella se puede calcular la carga de materiales suspendidos o disueltos (Q) que transporta el río en una unidad de tiempo. Las unidades son generalmente toneladas por día.

$$Q = D \times c \times f,$$

donde:
D es el caudal,
c, la concentración del material, y
f es el factor para expresar la carga en ton / día^{-1}, el cual corresponde a $11{,}6 \times 10^6$.

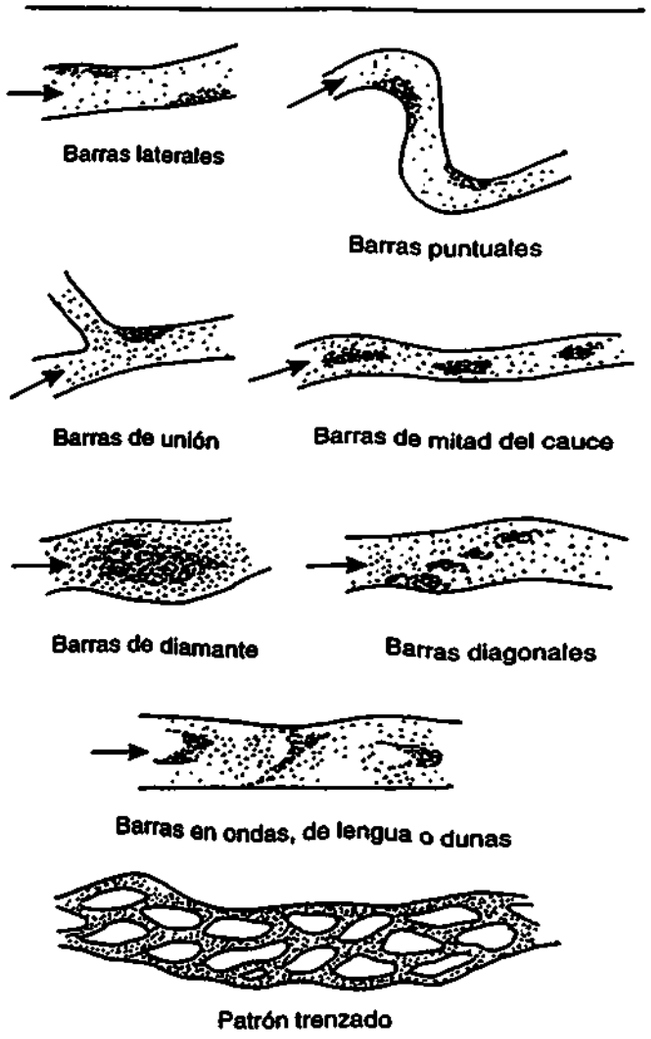


Figura 5.6 Clasificación morfológica de los grandes cauces: almacenamiento de sedimentos en barras

Fuente: tomada de Church (1982).

El transporte de materiales

Las corrientes transportan materiales, principalmente *sólidos disueltos* y *sólidos suspendidos*. Los primeros se refieren a la materia inorgánica en forma iónica, y los segundos, a la materia orgánica como detritus, o de origen aluvial, restos de roca, arcilla, arena y similares. Los sólidos suspendidos pueden verse a simple vista como pequeñas partículas y son los que dan turbiedad al agua.

El agua también puede transportar material aluvial de tamaños más grandes o pesados, pero esto solo ocurre a intervalos de tiempo, dependiendo de su velocidad, fuerza y descarga. Desde el punto de vista ecológico, aguas con elevadas cantidades de sólidos disueltos indican alta conductividad que puede ser un factor limitante para la vida de muchas especies por estar sometidas a una presión osmótica. Por su parte, un alto contenido de sólidos en suspensión o alta turbiedad, también es limitante para el ecosistema acuático, ya que impide el paso de los rayos solares, daña y tapona el sistema de intercambio gaseoso en los animales acuáticos (branquias, agallas) y destruye sus hábitats naturales.

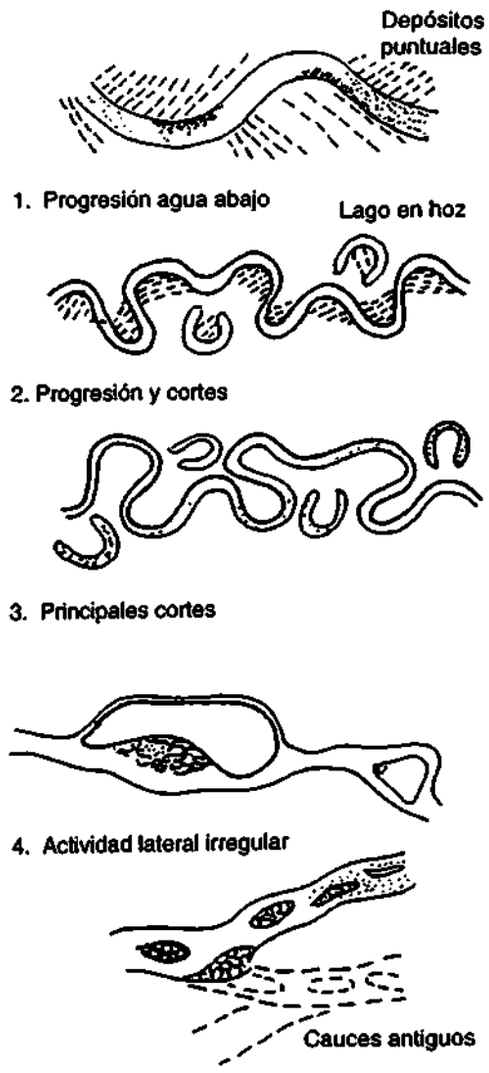


Figura 5.7 Actividad lateral de los grandes cauces

Fuente: tomada de Church (1982).

Patrones de cauces de las corrientes

Las corrientes, en su destino final al mar, siguen varios patrones de recorrido, depen-

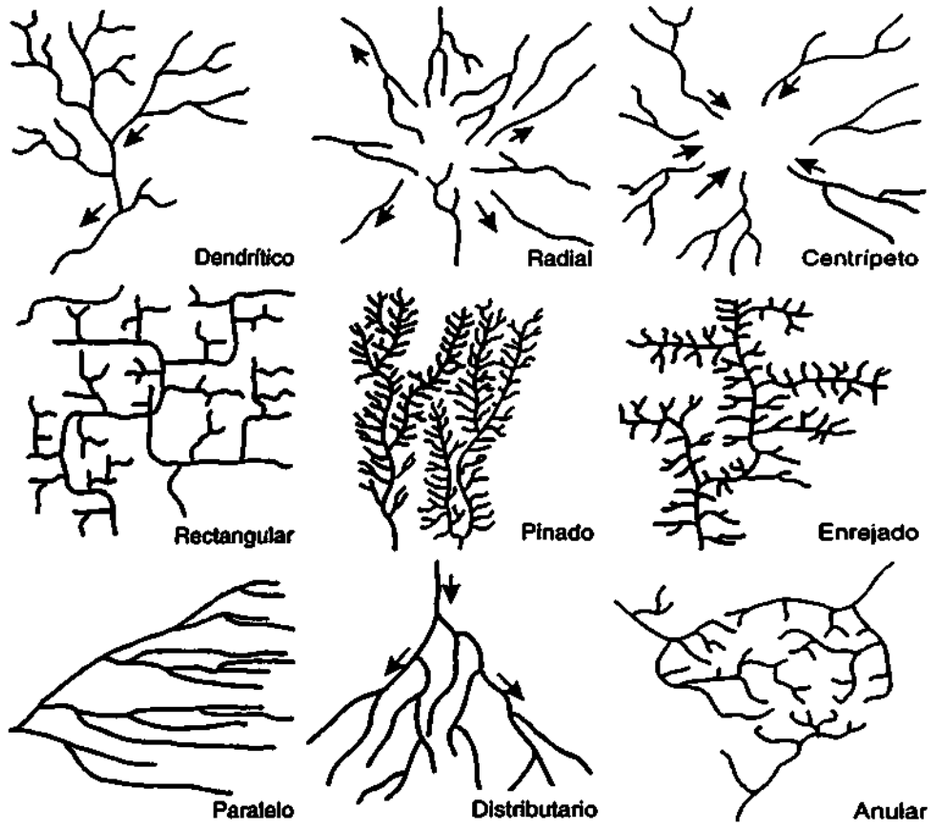


Figura 5.8 Patrones básicos de drenaje

Fuente: tomada de Church (1982).

diendo de la altura sobre el nivel del mar, de la naturaleza del terreno y de la pendiente. En la parte más alta de las montañas, las corrientes son, por lo general, de aguas claras, transparentes, de poco caudal y corren por lechos rocosos, pedregosos o arenosos, o por una combinación de estos tres. Este tipo de corriente recibe el nombre de *riachuelo* (véase figura 5.10). Los riachuelos se unen creando corrientes y lechos más grandes, que reciben el nombre de *quebradas*, y estas se unen para formar ríos (véase figura 5.11). En estos últimos, la diversidad de hábitat es mayor, comienzan a incrementarse los sólidos suspendidos y aumenta la productividad. Estas corrientes, dependiendo de la topografía del terreno, son torrentosas y a veces forman caídas y cascadas de varios metros de altura, lo que favorece una alta oxigenación del agua (véase figura 5.12).

El transporte de sólidos disueltos y suspendidos aumenta, al igual que la productividad, pero comienza a disminuir la diversidad de especies. Los caudales también aumentan y los ríos comienzan a correr por los valles; la velocidad es lenta y sus cauces empiezan a serpentear formando *meandros* (véase figura 5.13). En este proceso muchos meandros se

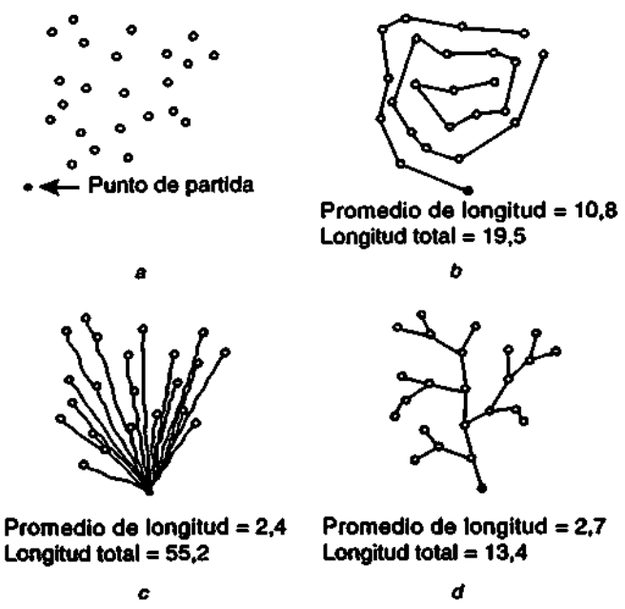


Figura 5.9 Comparación teórica de eficiencia de patrones de drenaje. *a.* Drenaje a través de un punto de partida; *b.* Drenaje en espiral; *c.* Configuración tipo explosión; *d.* Patrón ramificado. Las medidas se dan en unidades arbitrarias.

Fuente: tomada de Church (1982).

Tabla 5.2 Denominación y tamaño de los materiales que conforman los tipos de sustrato más frecuentes en los ríos

Nombre del material	*Tamaño (mm)*
Roca o peña	>256
Guijarro	64-256
Piedras	16-64
Cascajo	8-16
Arena muy gruesa	1-2
Arena gruesa	0,5-1,0
Arena mediana	0,25-0,5
Arena fina	0,125-0,25
Arena muy fina	0,0625-0,125
Aluvión	0,0039-0,0625
Arcilla	< 0,0039

Fuente: tomado de Hynes (1972).

rompen por los sitios más débiles, hasta formar lagos e islas a lo largo de todo su curso. En esta parte del río, la sedimentación de materiales es muy alta, lo que favorece la formación de islotes y a veces, el cambio del cauce del río.

La figura 5.14 representa el cauce de un río donde se muestra la actividad de deposición de sedimentos hacia la izquierda y la zona de erosión a la derecha. Con el aumento del caudal del río se deposita más material, formándose sucesivamente elevaciones curvas y alargadas. Estas líneas en forma de hoz *(oxbow)* son las aquí llamadas *orillares* o *cochas* en el Amazonas.

Finalmente, el río llega al mar, transportando cada vez más materiales que forman en la desembocadura los llamados *deltas*, por acción de flujo y reflujo entre el mar y el río. Estos deltas pueden ser simples en ríos pequeños, pero grandes y complejos con cientos de desembocaduras, como en el caso del río Atrato en el océano Atlántico (véase figura 5.15).

Algunos parámetros en los cauces de los ríos

A pesar de que los ríos modifican constantemente sus cauces, es importante considerar en ellos algunos parámetros que son similares a los ya discutidos para los lagos, a saber: profundidad, longitud, anchura, área, volumen y extensión de la orilla.

Profundidad: se refiere a la máxima profundidad del río en un segmento determinado. Tiene en cuenta la pendiente transversal del fondo, de modo que es una relación entre el área transversal *(A)* y la anchura *(w)*:

$$\bar{d} = \frac{A}{w}.$$

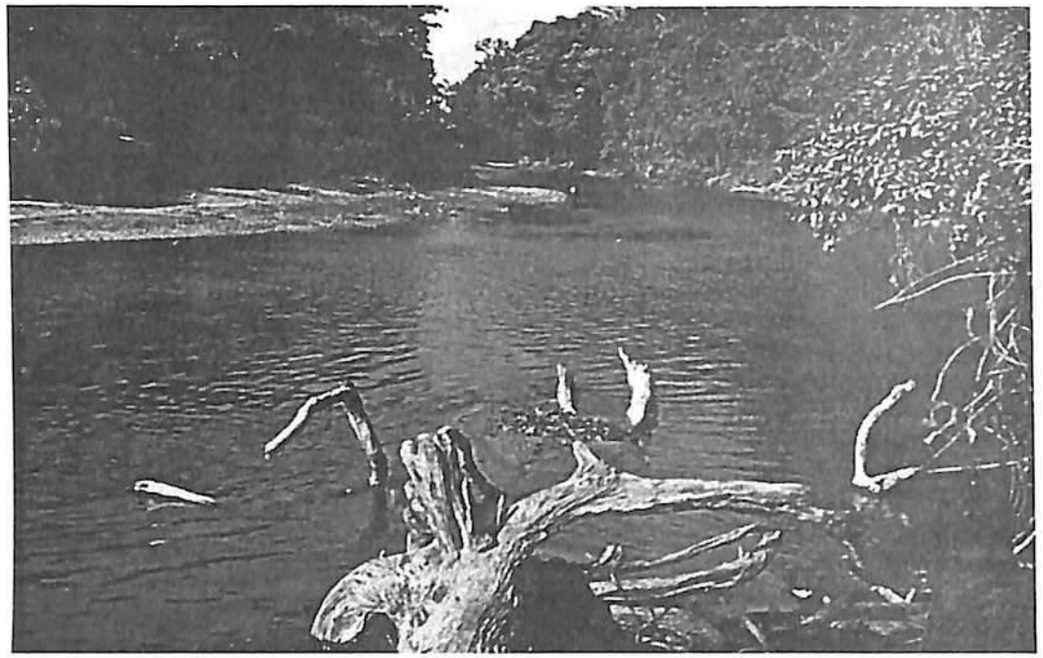


Figura 5.10 Riachuelo, río Ranchería, La Guajira (Colombia)

Longitud: se refiere a la distancia total del río desde el nacimiento hasta la desembocadura; por ello es llamada también *longitud real.* La tabla 5.1 muestra la longitud de los principales ríos del mundo.

Anchura: puede definirse como la medida transversal real del cauce entre orillas bien establecidas. Esto es fácil de determinar en ríos localizados en valles profundos, pero es menos evidente en llanuras donde los procesos de erosión cambian constantemente la forma del cauce.

Área: el área transversal media de un río es simplemente la medida de la superficie del agua expuesta. Obviamente, este parámetro varía considerablemente en los períodos de lluvia y sequía. Otra forma de expresar el área es la denominada *área transversal,* que se obtiene multiplicando la profundidad promedio por la anchura promedio:

$$A = \bar{d} \times \bar{w}.$$

Volumen: es la cantidad de agua contenida en el cauce o lecho de un río. Al igual que en los lagos, se calcula sumando la cantidad de agua contenida en cada contorno o profundidad determinada del cauce. Puesto que el agua está en movimiento, el volumen de un río se expresa mejor como descarga, es decir, como volumen de agua que fluye por unidad de tiempo en L o m^3 / s.

Extensión de la orilla: la extensión de la orilla es simplemente la medida de su longitud con respecto a la longitud del río o de un segmento determinado. Condiciones como la formación de pozos y bahías incrementan la extensión de la orilla.

Cambios sucesionales a lo largo de los ríos

Vannote *et al.* (1980) introdujeron el concepto *río continuo,* el cual se refiere a los cambios graduales en las comunidades lóticas aguas abajo, desde el nacimiento hasta la desembocadura. Los cambios geomorfológicos sucesivos son acompañados de cambios físicos y químicos del agua, lo que produce el establecimiento de comunidades específicas, adaptadas a cada hábitat particular.

Figura 5.11 Río Magdalena (Colombia)

La calidad física y química del agua en la parte alta de las corrientes es normalmente buena, considerando que el contenido de oxígeno es alto, las aguas son claras y transparentes, pobres en nutrientes y de baja conductividad; la productividad primaria es muy baja, y los consumidores dependen del material alóctono que cae de los árboles o que es arrastrado por las lluvias. A medida que se desciende, el agua va adquiriendo gradualmente más temperatura, el oxígeno permanece aún en concentraciones elevadas por las caídas y las irregularidades del cauce; el agua se torna un poco turbia, especialmente en épocas de lluvia; se incrementan los nutrientes y la conductividad; la productividad primaria aún es baja, por lo que sus comunidades dependen en gran medida del material alóctono. Cuando se llega a las partes bajas y a los valles, la temperatura del agua se puede incrementar entre 8 y 10 °C con respecto a la parte alta; se pueden presentar bajas de oxígeno, ya que el lecho se torna más profundo, el agua corre más lentamente y ha acumulado mucha materia orgánica a lo largo del trayecto. La productividad primaria generalmente se incrementa por medio del perifiton y por el aumento de nutrientes. La conductividad también se acrecienta en esta parte del río en cinco o más veces con respecto a la parte alta; la turbiedad alcanza valores superiores a los 300 UJT (unidades Jackson de turbiedad) y permanece así la mayor parte del año.

En el trópico, donde las precipitaciones en ciertas zonas son altas, hasta de 12.000 mm de lluvia al año, el arrastre de sedimentos por escorrentía superficial es elevado, lo que hace que las aguas permanezcan la mayor parte del tiempo con altas cargas de sólidos disueltos y en suspensión.

La biota acuática es diversa en las partes altas y disminuye gradualmente a medida que se desciende. La biomasa es menor en las partes altas, pues tanto la fauna de macroinvertebrados como la de peces está constituida por organismos en su mayoría pequeños; pero a medida que se desciende, la biomasa aumenta por las grandes tallas que adquieren los peces.

Las variaciones registradas a lo largo del río no pueden zonificarse, sino que se van produciendo, con un cambio gradual de las comunidades, hasta que se presenta un reemplazo total de las mismas, siendo completamente diferentes las de las partes altas a las de las bajas. Illies y Botosaneau (1963) se refieren a esta zonación como: *eucrenon-hipocrenon-vitron-potamon.*

La fauna de macroinvertebrados está representada fundamentalmente en las partes altas por efemerópteros, tricópteros, plecópteros, megalópteros, algunos dípteros (Simuliidae), pocos odonatos y pocos hemípteros. A medida que se desciende, disminuyen en diversidad los efemerópteros y los tricópteros, pero comienzan a aumentar los odonatos, los hemípteros y los turbelarios. En las partes bajas disminuyen aún más los efemerópteros y los tricópteros, continúan aumentando los odonatos y los hemípteros, abundan ciertos dípteros (Chironomidae), al igual que moluscos, hirudíneos y oligoquetos. En ciertas zonas muy contaminadas puede haber un dominio de uno a dos grupos, por lo regular Chironomidae y Tubificidae, con números hasta de cuarenta o cincuenta mil individuos por metro cuadrado.

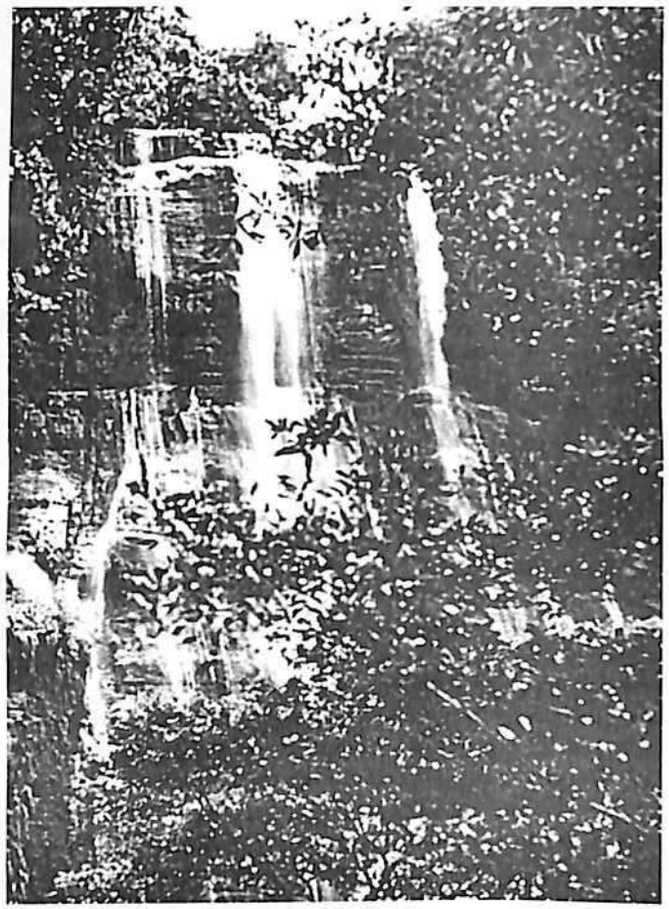


Figura 5.12 Cascada Tilupo, Parque los Katíos (Colombia)

En cuanto a los peces en la Región Andina, estos también cambian en cada una de las regiones descritas. En las partes altas y de aguas frías se encuentran la trucha arco iris (introducida) *(Salmo gairdnerii)* y el capitán de la sabana *(Eremophilus mutisii)*. En las aguas intermedias o templadas se encuentran el "jabón" *(Pygidium caliensi)* y la sabaleta *(Bycon hennii)*. En las aguas bajas o cálidas, la diversidad de peces aumenta al igual que su talla. Entre estos se encuentran, como los más importantes, el barbudo cañero o capaz *(Pimelodus grosskoptii)*, el barbudo blanco o nicuro *(Pimelodus clarias)*, el bocachico *(Prochilodus reticulatus magdalenae)*, la tilapia herbívora (introducida) *(Tilapia rendalli)*, la cachama negra *(Colossoma macropomum)*, la cachama blanca *(C. bidens)*, la dorada *(Brycon moorei moorei)*, la mojarra negra *(Petenia umbrifera)*, la mojarra amarilla *(Petenia kraussii)*.

Figura 5.13 Meandros en el río Atrato, Chocó (Colombia)

La productividad en las partes bajas se incrementa por la conexión de los ríos con las ciénagas, donde se produce más alimento en forma de perifiton, macroinvertebrados y detritus vegetales.

La anterior zonificación de los ríos constituye apenas un bosquejo somero de lo que ocurre en la Zona Andina. La complejidad de esta distribución de especies será aún mayor si se tiene en cuenta toda la diversidad de hábitats que ofrecen la cordillera Andina y la vasta región del Amazonas.

La figura 5.16 muestra con más detalle el concepto de *río continuo* de Vannote *et al.* (1980). El sistema del río se muestra como una corrien-

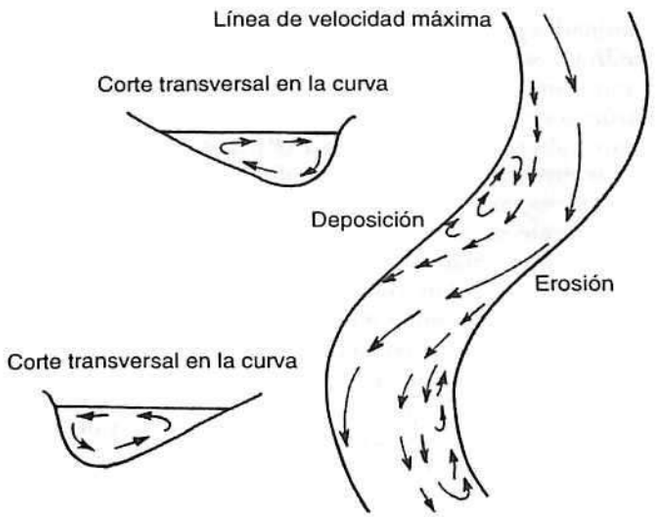


Figura 5.14 Formación de un meandro mostrando la línea de velocidad máxima y las áreas de deposición y erosión

Fuente: tomada de Church (1982).

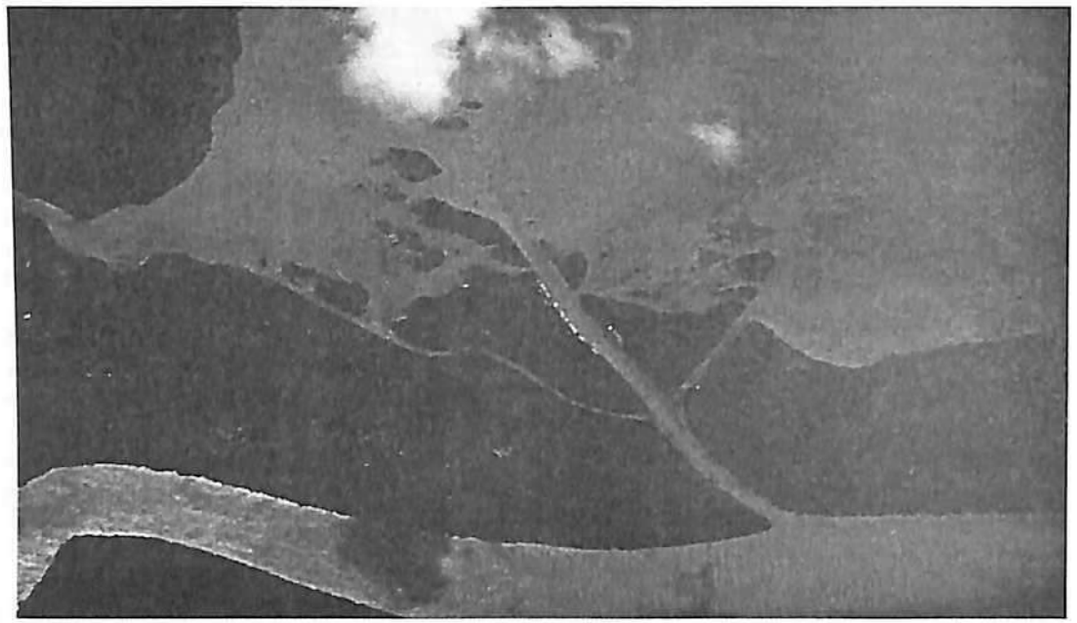


Figura 5.15 Delta del río Atrato, Antioquia (Colombia)

te que aumenta en orden y amplitud. Las cabeceras de los ríos (órdenes 1-4) están dominadas por vegetación riparia que le da sombra y suministro de residuos vegetales; como resultado se obtiene un sistema heterotrófico en que la relación producción *(P)* / respiración *(R)* es menor que 1 ($P / R < 1$). Los invertebrados están dominados por *desmenuzadores* que utilizan los restos vegetales como fuente de alimento y por los *colectores* que consumen materia orgánica particulada gruesa (MOPG). Las zonas medias del río (órdenes 4-6) dependen menos de los restos vegetales y se van convirtiendo en sistemas autotróficos, con una relación productividad / respiración mayor que 1 ($P / R > 1$). Los desmenuzadores se reducen y los *raspadores* comienzan a aumentar a medida que el perifiton se vuelve más abundante. Las partes bajas de los ríos (órdenes superiores a 6) están dominados por materia orgánica particulada fina (MOPF), por colectores y por aumento de sedimentos, lo que ocasiona una reducción en la penetración de la luz. De esta manera, el sistema se caracteriza de nuevo por una relación $P / R > 1$.

El río Amazonas: un caso excepcional en el neotrópico

Todo en el río Amazonas es grandioso y fascinante. Su cuenca, la más grande del planeta, se calcula en 6.500.000 km^2, de los cuales cerca de 375.000 pertenecen a Colombia, y ocupa cerca de una tercera parte de Suramérica. Su longitud total es de 6.770 km y por lo menos veinte de sus afluentes poseen más de 1.000 km de longitud (Rzóska, 1978). El río aporta un caudal de 175.000 $m^3 s^{-1}$ de agua al mar (Day y Davies, 1986) y 3.000.000 m^3 de sedimentos cada día (Salamanca, 1973) (véase figura 5.17). Incluso su nombre obedece a una extraña leyenda. Salamanca (1973) relata cómo Francisco de Orellana (quien lo descubrió y le dio su nombre durante una expedición entre 1540-1541) huyendo de las flechas de los aborígenes por entre manglares, valles pantanosos y simas hostiles, fue a dar con sus tropas enfermas de fiebre a la corriente de un río caudaloso; en aquel ambiente cálido y húmedo debió caer en el influjo del mara-

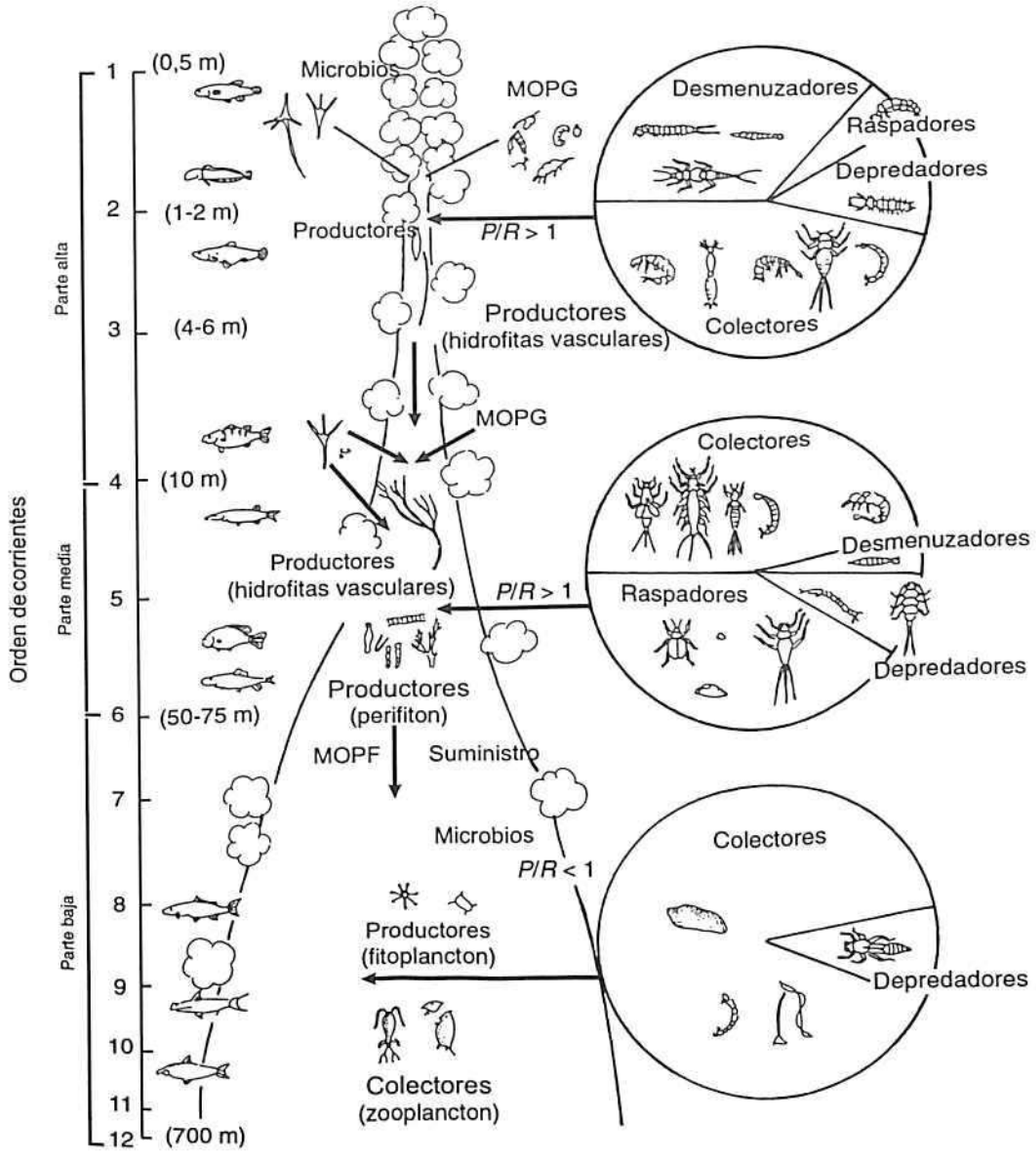


Figura 5.16 Concepto del río continuo. Modelo general de los cambios en la abundancia relativa de los grupos de invertebrados a lo largo de un sistema tributario.

Fuente: modificada de Cummins (1975).

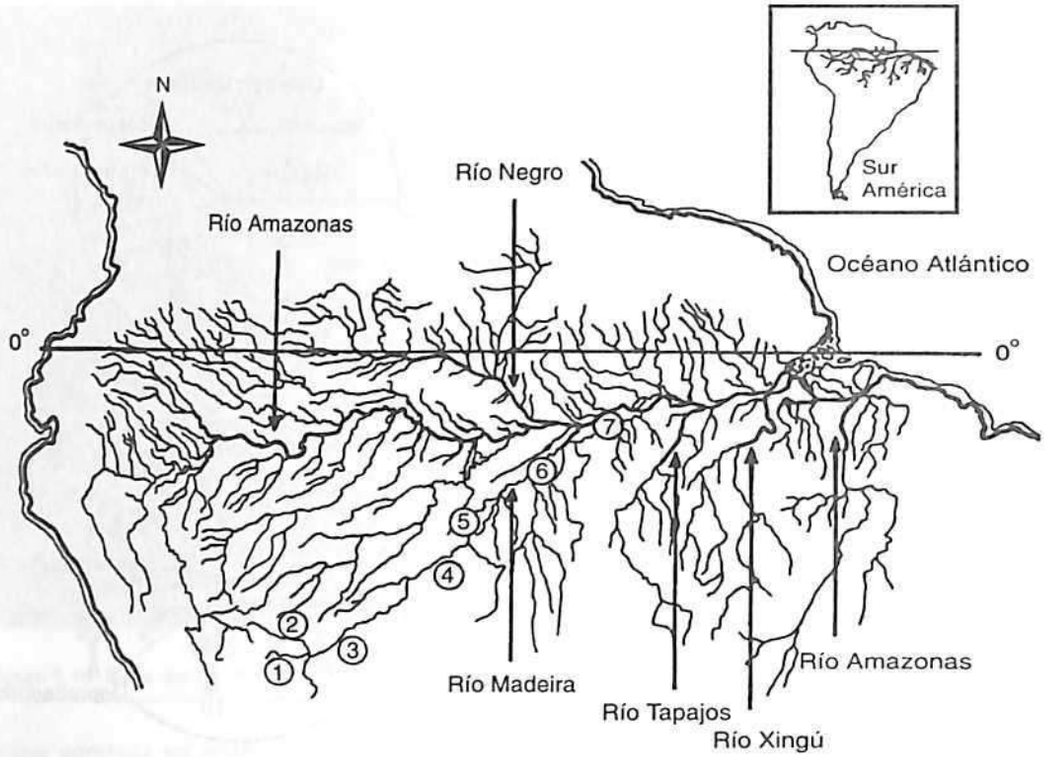


Figura 5.17 Sistema amazónico con sus principales afluentes: clasificación de corrientes tomando como ejemplo el río Madeira

Fuente: tomada de Rzóska (1978).

villoso efecto que se acentuaría al conocer las guerreras indígenas que peleaban con los senos fajados y oprimidos para facilitar el manejo del arco y de las flechas. Sin duda este evento debió traerle a la memoria la leyenda griega de las guerreras de Capadocia que, al mando de Penthesilea, como relata Homero en un pasaje de la *Ilíada*, combatían amputándose los senos para ocultar el sexo, las Amazonas, que significa "sin senos" en la lengua de Ilión.

Ha sido generalmente aceptado que el río Amazonas (véase figura 5.18) nace en el lago de Lauricacha, cerca del cerro de Pasco, Perú, a 4.200 msnm. Sin embargo, Schreider y Schreider (1970) afirman que el verdadero nacimiento se encuentra en un pequeño arroyo cerca del río Apurimac. Sus más importantes afluentes son, a la derecha: Jurúa (1.920 km), Purús (3.200 km), Madeira (3.300 km), Tapajós (2.000 km) y Xingú (2.000 km); y a la izquierda, el Negro (1.050 km), el Japurá o Caquetá (2.280 km), el Putumayo (2.800 km) y el Napo (800 km).

Limnología del Amazonas

El estudio del Amazonas ha sido una tarea continua durante las últimas décadas. En especial, el Instituto Nacional de Pesquisas de Amazonía en Manaos (Brasil) y el Instituto Max Planck de Limnología en Plön (Alemania), han producido abundante literatura

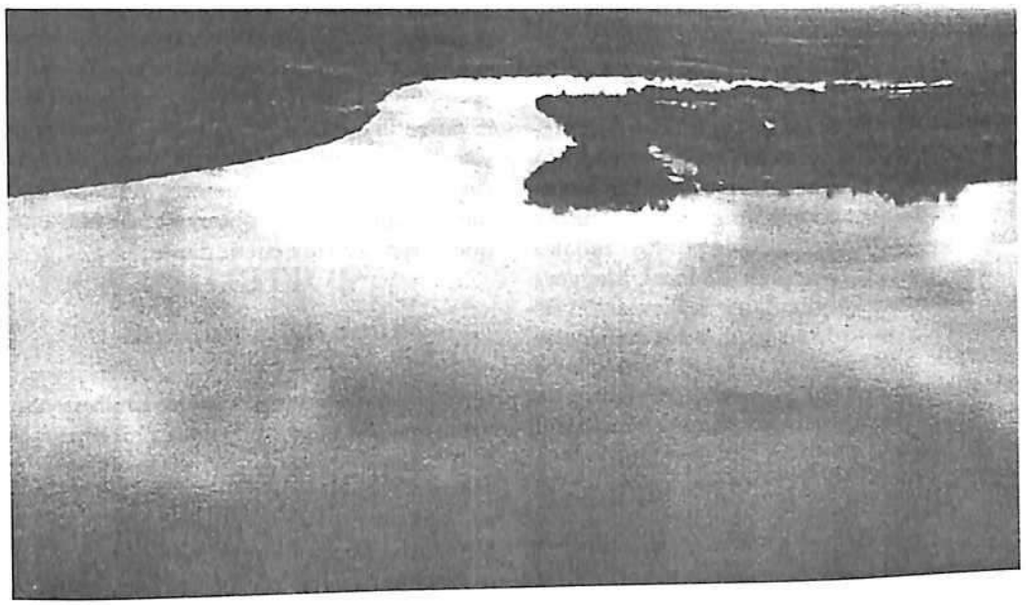


Figura 5.18 Río Amazonas cerca de Leticia (Colombia)

acerca de la limnología de este, el río más grandioso del mundo.

Entre los documentos destacados tenemos los de Klinge y Ohle (1964), quienes estudiaron las propiedades químicas del río Amazonas con relación al suelo aledaño y concluyeron, como muchos otros autores, que la combinación de una gran antigüedad geológica, las temperaturas cálidas y las fuertes lluvias explican la pobreza del suelo y la poca fertilidad de sus aguas. Sioli (1964) discute algunas características de la limnología del Amazonas, resaltando la pobreza iónica de sus aguas. Rai y Hill (1982) presentan los resultados de un estudio del lago Januari tipo várzea en el Amazonas Central; presentan datos fisicoquímicos del lago, con estratificación térmica y valores de clorofila. También analizan los lagos o ciénagas de origen fluvial en dicha parte del Amazonas, al igual que su comportamiento térmico; además estudian la pobreza de iones en sus aguas. Fittkau *et al.* (1975) discuten la productividad en las aguas del Amazonas, la cual se incrementa cuando se mezclan ríos de aguas "blancas" y "negras". Fittkau (1977) expone la importancia del aporte alóctono proveniente de la selva en la productividad de los ríos amazónicos. Egler y Schwassmann (1964) analizan el comportamiento del estuario del Amazonas, el cual cubre un área aproximada de 140.000 km^2. Furch *et al.* (1982) de nuevo estudian la química del agua del Amazonas y llegan a la conclusión de que su contenido catiónico es 5% menor que el promedio mundial para el agua dulce. Junk (1983) analiza las lagunas de inundación del Amazonas Medio, las cuales pasan de biotopos acuáticos a terrestres durante los períodos de sequía.

Day y Davies (1986) estudian la fisicoquímica y la biología del Amazonas. Junk (1986) estudia la vegetación acuática de dicho río y Lowe-McConnell (1986) presenta de forma general su fauna íctica.

A causa de los suelos, la selva y el origen geológico de la Amazonía, se distinguen tres tipos de ríos: *a. ríos de aguas blancas*, turbios y cargados de sedimentos, con un pH alrededor

de 7; *b. ríos de aguas negras* cargados de ácidos húmicos y pH ácido; y *c. ríos de aguas claras*, con pH neutro o ligeramente ácido.

Una característica importante de la cuenca del Amazonas la constituye la *várzea*, planicie inundable de aguas blancas que recibe anualmente un depósito de suelo fértil proveniente de la región andina. La várzea obedece más a un ciclo anual de aumento y disminución de nivel causado por los caudales del río, que a la precipitación local. Meggers (1971) discute ampliamente la formación de la várzea y la utilización que los nativos le han dado a lo largo del tiempo. Debido a los mecanismos de transporte de sedimentos de los ríos, la várzea es un ecosistema propio del Medio y Bajo Amazonas, donde ocupa un área aproximada de 40.000 km^2. A medida que el río se amplía, ella también lo hace.

A pesar de que la várzea ocupa un área relativamente pequeña con relación al total de la cuenca amazónica, esta constituye un medio heterogéneo y complejo, que es enriquecido con nutrientes al ritmo de las inundaciones, ofreciendo una extraordinaria variedad de condiciones para la vida acuática animal y vegetal. Se considera que bajo con diciones favorables, 2,5 acres de várzea pueden recibir anualmente nueve toneladas de sedimentos ricos en nitrato de sodio, carbonato de calcio, sulfato de magnesio y cloruro de potasio.

En resumen, la várzea comparada con la tierra firme es un lugar más diversificado y variable. Desde el punto de vista de utilización humana, ofrece mejores posibilidades para la agricultura y obtención de alimento que la tierra firme circundante.

Fauna del Amazonas

Rzóska (1978) reporta números impresionantes acerca de la fauna acuática en el río. Se han reportado hasta 700.000 invertebrados por metro cuadrado en islas flotantes. Un litro de agua puede contener hasta 140 microcrustáceos. La fauna de quironómidos es especialmente rica con más de 1.000 especies. Se conocen más de 2.000 especies de peces, por lo que constituye la fauna ictiológica más rica del mundo; su densidad es baja en los ríos negros, pero alta en los ríos blancos. En la fauna superior también se reportan delfines, tortugas y caimanes, entre otros.

6

Los estuarios

Son sistemas de agua semicerrados donde se mezclan las aguas de río con las del mar y, por tanto, presentan amplias variaciones en la salinidad (Wedler, 1998). Pritchard (1967, 1974) define un *estuario* como "un cuerpo de agua semicerrado que posee una conexión libre con el mar y que se diluye con el agua dulce del drenaje terrestre". Reid (1966) lo define como "un ecosistema acuático en el cual el agua del río se mezcla con la del mar"; o también, como "una desembocadura de un río o un brazo de él en el mar, donde el agua de las mareas se mezcla con las aportadas por el río". Caspers (1967) analiza varias definiciones que se han hecho sobre estuarios, llegando a la conclusión de que ninguna es lo suficientemente completa por la gran variedad y tipo de estuarios que pueden presentarse. Dicho autor termina su análisis enumerando, más bien, las características, a saber:

> 1. los estuarios están limitados a las desembocaduras de los ríos y a la zona de mareas marinas; 2. los estuarios presentan a menudo áreas salinas, pero el tamaño de ellas depende de la cantidad de agua dulce aportada; 3. en estuarios extensos, las corrientes inducidas por la marea avanzan aguas arriba hasta la zona de agua dulce que, en estos casos, constituye el límite superior de influencia de la marea; 4. los estuarios, en contraste con las lagunas, se caracterizan por ser poiquilotérmicos y por la inestabilidad de los factores ambientales.

Snedaker y Geffer (1985) diferencian entre *lagunas costeras* y *estuarios*. Definen las lagunas costeras como depresiones por debajo de la media de la marea alta, separadas por barras de arena que mantienen conexiones con el mar, ya sea temporales o permanentes. En contraste, los estuarios son considerados cuerpos de agua semicerrados, conectados con mar abierto y cuyas aguas están diluidas en desagües de agua dulce. Sin embargo, Day y Yanez-Arancibia (1982) reconocen que ambos sistemas son similares ecológicamente.

En resumen, puede decirse que una característica básica de un estuario es la mezcla de aguas marinas y dulces, cuya concentración salina es variable, dependiendo de la cantidad de agua que cada uno de estos ecosistemas aporte. Dicho aporte varía con las épocas de lluvia y sequía, y con la fluctuación de las mareas. Un estuario se define por su salinidad y no por su geomorfología.

Origen de los estuarios

Estudios geológicos han demostrado que la corteza terrestre no es rígida; por el contrario, está sujeta a levantamientos, hundimientos y deposición de materiales. Raasveldt y Tomic (1958), Emery (1967), Russell (1967), Pritchard (1967, 1974) y Snedaker y Geffer (1985) discuten el origen de los estuarios como cuerpos de agua salina formados por

procesos tectónicos y acumulación de sedimentos por acción combinada de las mareas, los ríos y el viento.

Russell (1967) afirma que los estuarios corresponden a ecosistemas de origen reciente y su historia se remonta hasta hace solo unos diez mil años. Los períodos de glaciación son indudablemente uno de los fenómenos que más influyeron en la formación de los estuarios. El nivel del mar bajó seguramente durante cada período glacial y volvió a subir durante el deshielo. Estudios geológicos demuestran que ha habido alrededor de cinco períodos de fluctuación de esta naturaleza, pero el mejor conocimiento que se tiene de ello es el correspondiente al último período de glaciación. Se calcula que cerca de 36.000.000 de km^2 de superficie terrestre estuvieron cubiertos de hielo durante este período, con una profundidad promedio de 1.600 m. Se estima que el agua de deshielo de la última glaciación subió el nivel del mar en cerca de 200 m, que hasta hace unos 6.000 años estaba 6 o 7 m más abajo. El deshielo fue gradual hasta hace 3.000 años aproximadamente, cuando llegó al nivel actual (Russell, 1967).

El efecto del hielo hizo que comenzaran a inundarse las planicies costeras y los valles de los ríos, originando finalmente lo que conocemos como estuarios.

Clases de estuarios

Pritchard (1967) y Snedaker y Geffer (1985) presentan cuatro clases o tipos de estuarios, de acuerdo con su origen:

Estuarios producidos por valles inundados: son aquellos que anteriormente fueron valles de ríos durante el último período glacial (véase figura 6.1). Se encuentran comúnmente a lo largo de la línea costera. Su característica, más que física o topográfica, reside en la concentración salina de sus aguas. Así, por ejemplo, la relación de cloruros y sólidos disueltos es

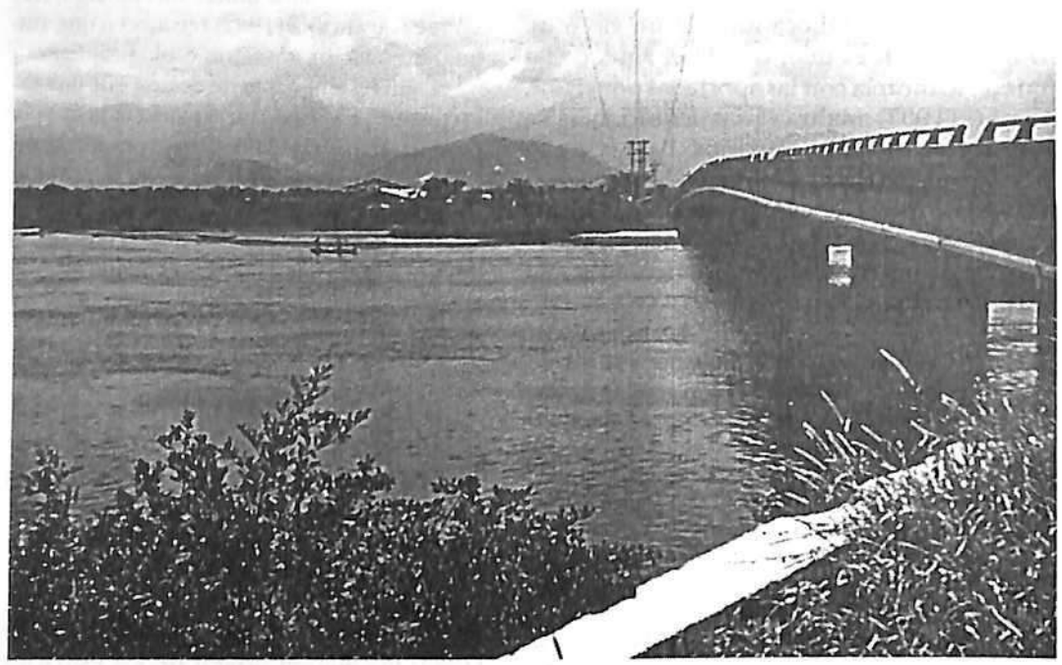


Figura 6.1 Ciénaga Grande de Santa Marta, Puente de la Barra (Colombia)

de 1:1,8 en el mar, mientras que en agua dulce es de 1:10 o 1:20. A medida que se asciende aguas arriba en el río, la salinidad (expresada como cloruros o conductividad) disminuye desde 30 o 35% en la desembocadura hasta 0,1% en la parte alta del río, donde se considera el límite de influencia del mar. El límite de la zona estuarina estará, por tanto, definido o delimitado por la acción de las mareas y el aporte de caudales del río, dependiendo de la época de lluvias o sequía.

Los fiordos: son penetraciones del mar en la costa en forma de U o V, con profundidades que varían entre 200 y 300 m; su origen es glaciar. Son famosos los fiordos de Noruega, los de las costas de Columbia Británica en Canadá y los de Chile.

Barras de arena: su formación se debe a la deposición gradual de arena en las costas, por la acción combinada de las mareas, la entrada de los ríos y el viento (véase figura 6.2). Frecuentemente la entrada de un río a un estuario forma barras de sedimentos de longitud variable. Con regularidad, los valles más bajos de dichos ríos se inundan formando, por ende, una barra estuarina en que han participado tanto el mar como el río. Estos estuarios son, por lo regular, poco profundos y su mezcla es casi permanente por la acción del viento. Un ejemplo es la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia (véase figura 6.3).

Estuarios producidos por procesos tectónicos: dentro de esta categoría están los estuarios formados por fallas tectónicas, donde hundimientos o fracturas terrestres se han llenado de agua de mar y de ríos que en ellos desembocan, predominando por lo regular las aguas dulces. La bahía San Francisco es un típico ejemplo de esta clase de estuario. La Ciénaga Grande de Santa Marta se originó gradualmente por un ascenso relativo del nivel del mar en cerca de 2 m en los últimos 2.300 años (Wiedemann, 1973).

Modificaciones morfológicas en los estuarios

Los estuarios se consideran ecosistemas efímeros en el paisaje, por la serie de factores que los afectan, especialmente la acumulación de sedimentos.

Hablando en términos de tiempo geológico, su vida dura una fracción de minuto. Extensas zonas en muchas partes del mundo antes inundadas por aguas salobres, están ahora cubiertas por pastizales o pantanos densamente poblados por plantas acuáticas o semiacuáticas.

La formación de deltas en desembocaduras de ríos es el principal enemigo de los estuarios. Los *deltas* son el resultado de deposición de materiales arrastrados por los ríos a lo largo de cientos o miles de años. La sedimentación de estos materiales se acelera porque las corrientes en los estuarios son muy bajas, lo que facilita la deposición de sedimentos.

Figura 6.2 Al fondo, barra de arena, Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia)

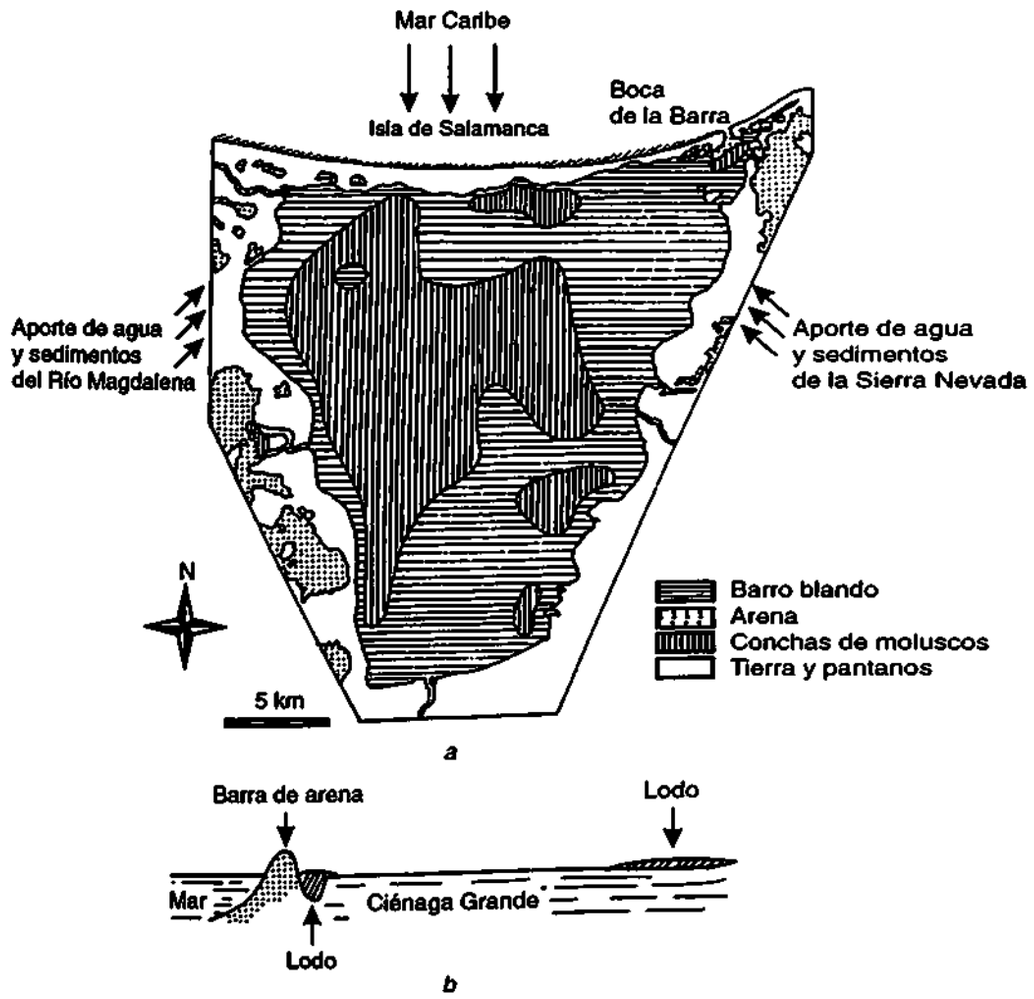


Figura 6.3 Ciénaga Grande de Santa Marta. *a.* Aporte de agua dulce y marina, y de sedimentos; *b.* isla en corte de la ciénaga.

Fuente: Wiedemann (1973).

El Amazonas constituye el ejemplo más espectacular del mundo, con un delta que se extiende a lo largo de 2.400 km aproximadamente. Russell (1967) describe la formación del patrón deltaico del Amazonas y dice que el valle no es el típico de esa planicie de inundación. En lugar de ello, el canal se caracteriza por poseer islas lenticulares originadas en el estuario profundo que cruzaba a Brasil hace unos cuantos miles de años. La figura 6.4 muestra el río Tapajós, el cual retiene tal cantidad de sedimentos depositados por el río Amazonas, que prácticamente es represado. En un comienzo, el delta del Amazonas era profundo, pero con la deposición de sedimentos aguas abajo formó una planicie tal como se observa hoy día. El avance fue tan rápido que sus afluentes se colmataron y sus cauces bajos se convirtieron en lagos largos y triangulares. La profundidad de estos lagos puede llegar a los 30 m en promedio.

A medida que el estuario del Amazonas avanza hacia el océano Atlántico se observa una mayor deposición de sedimentos formando gigantescas islas, como la Marajó, con un área aproximada de 40.000 km^2. El río Amazonas descarga sus aguas al océano por la costa norte de esta isla y el río Tocantins lo hace por el lado sur (véase figura 6.5). Egler y Schwassmann (1964), estudiando este estuario, encontraron que el nivel de las aguas no se debe tanto a las lluvias, sino a la fuerza de las mareas hacia el río. Las lluvias contribuyen más bien a producir cambios de salinidad y mezcla de aguas en el estuario.

En resumen, según Russell (1967), la existencia de los estuarios no es muy promisoria por la cantidad de factores que atentan contra su vida. Si no es su colmatación, podría ser un nuevo período de glaciación que bajaría de nuevo los niveles de las aguas del mar y simplemente desaparecerían por sustracción de materia.

Estratificación salina y circulación en los estuarios

La mezcla entre el agua proveniente de los ríos con el agua marina ocasiona patrones de densidad que son característicos de los estuarios. La densidad del agua aumenta a medida que se incrementa la concentración salina; por tanto, en un estuario, la densidad

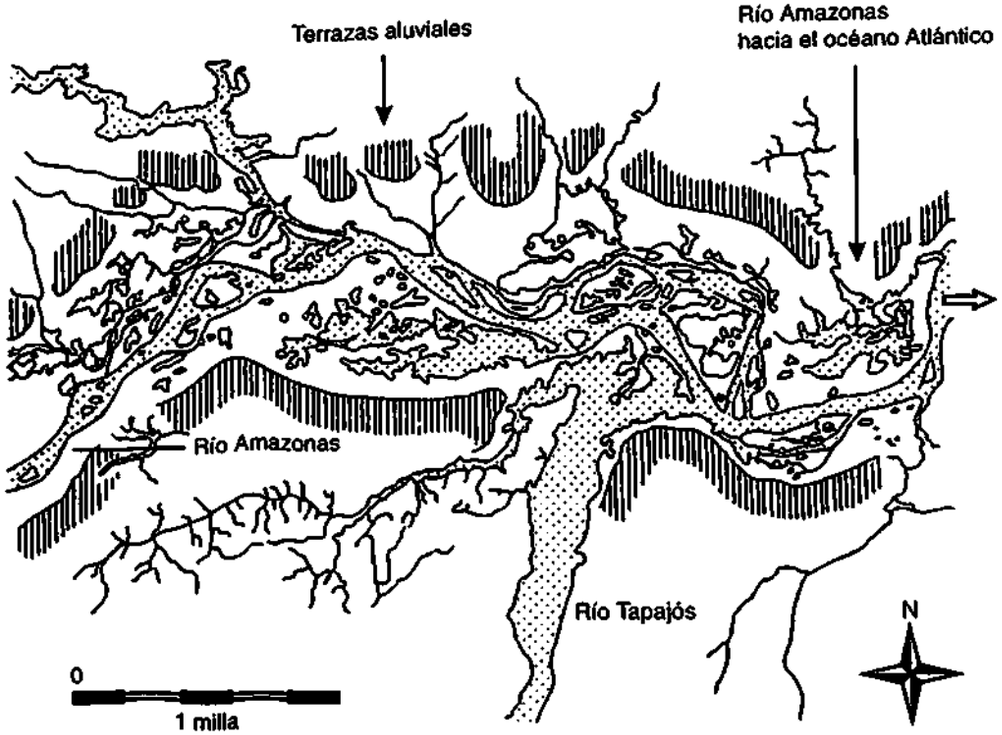


Figura 6.4 Desembocadura del río Tapajós al río Amazonas donde se forma un patrón deltáico

Fuente: tomada de Russell (1967).

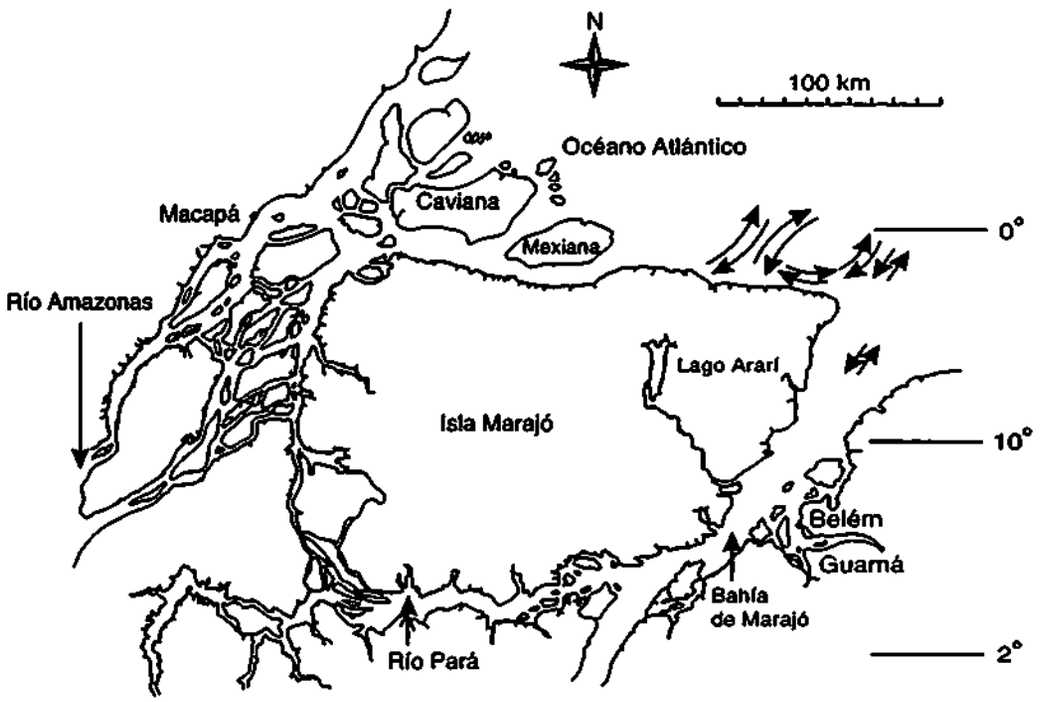


Figura 6.5 Estuario del río Amazonas en la confluencia con el río Tocantins

Fuente: tomada de Egler y Schwassmann (1964).

aumenta progresivamente del río hacia el mar. Pero no siempre ocurre así; de acuerdo con la fuerza de las corrientes y las mareas, las capas de agua salada y agua dulce se pueden estratificar, o mezclarse parcial o totalmente, formándose así cuatro tipos de estuarios diferentes (Pritchard, 1974; Odum, 1983). La figura 6.6 muestra gráficamente los diferentes tipos de estuarios que se pueden formar en cuanto a salinidad se refiere.

Estuario de cuña de sal o estratificado: es aquel que se forma en entradas o bahías costeras donde la fuerza de la marea es baja, en cambio, la del agua del río es alta. Como el agua del río es menos densa, esta se desliza sobre la superficie del agua salada, formándose una estratificación o *cuña de sal.* El resultado es la formación de dos capas de agua, una dulce y otra salada, constituyendo un *haloclino* o *estratificación salina vertical* (véase figura 6.6).

Estuario parcialmente estratificado o mezclado: es aquel que se forma cuando la fuerza de las corrientes del agua dulce y de la salada es aproximadamente igual, causándose por tanto una mezcla cuya salinidad varía poco entre la superficie y el fondo (véase figura 6.6). Por ello, este tipo de estuario también se denomina *parcialmente estratificado.* De todas maneras, el estuario será un poco más salado en el fondo que en la superficie. La mayoría de los estuarios son de este tipo.

Estuario completamente mezclado: se forma cuando la acción de las mareas es más fuerte que la del agua dulce, produciéndose una mezcla total del agua con una salinidad similar a la del mar y verticalmente homogénea. Estos estuarios se forman en zonas costeras donde no existen grandes ríos (véase figura 6.6).

Estuario hipersalino: es un caso especial de estuario, en que la acción de las corrientes de agua dulce es muy poca y la evaporación muy alta, produciéndose salinidades que pueden llegar alrededor del 60% (véase figura 6.6).

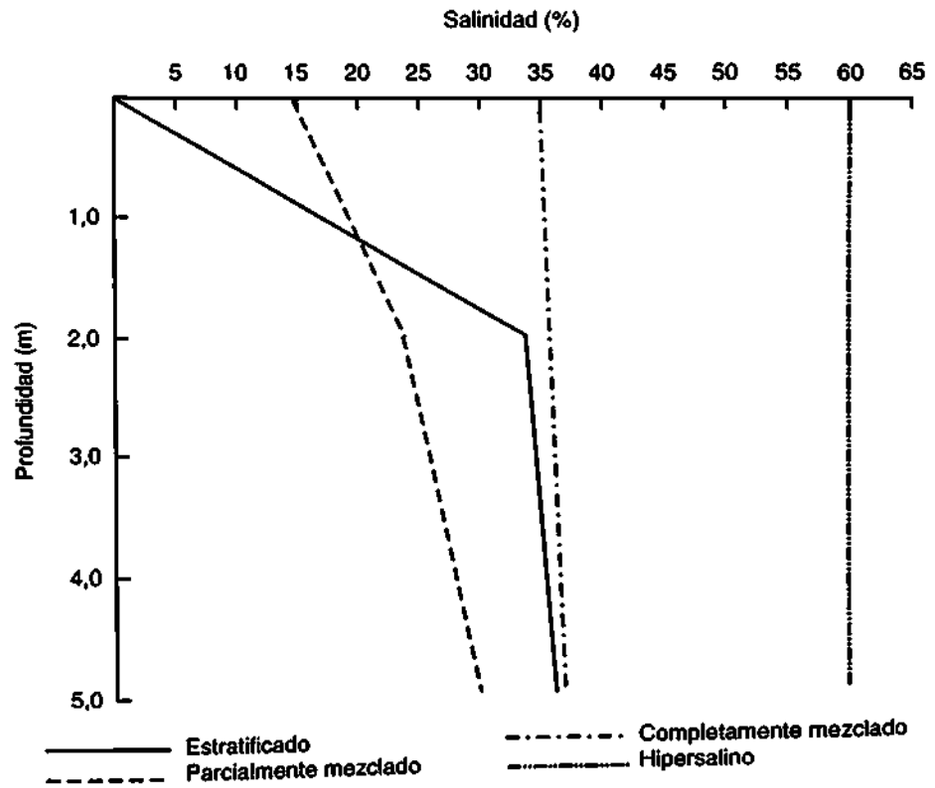


Figura 6.6 Tipos de estuarios de acuerdo con la clasificación salina y los patrones de circulación

Las corrientes o patrones de circulación que se forman en los estuarios por la dinámica propia del sistema, las crecientes de los ríos, la acción de las mareas y la intensidad y dirección de los vientos, constituyen un factor fundamental para la distribución de oxígeno y nutrientes en el sistema.

La figura 6.7 muestra los patrones de corrientes principales en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Wedler *et al.,* 1978). Las corrientes marinas entran a través de la "boca" y de allí se dirigen paralelamente a la isla de Salamanca, tomando luego una dirección en contra de las manecillas del reloj. Las corrientes provenientes de la Sierra Nevada siguen paralelas por el costado oriental, en dirección hacia la boca.

El viento, por su parte, provoca también circulación y mezcla del agua en el estuario, al soplar fuertemente de norte a sur al mediodía y de sur a norte a la medianoche.

El estudio realizado por Llano (1988) en la bahía Marirrío, una zona estuarina en el golfo de Urabá, Colombia, reporta cómo los valores de salinidad se reducían en la época de sequía y aumentaban en la de lluvias. Escobar (1981) considera que este fenómeno se debe a la acción de los vientos del noreste, que mueven las aguas del río Atrato durante el período seco, y las corrientes procedentes del norte del golfo de Urabá, que llevan agua marina hasta la bahía durante la época de lluvia. Esta situación es diferente a lo que se espera encontrar en otros estuarios, pero qui-

zá se deba en parte al régimen de corrientes predominantes en el golfo de Urabá, las cuales bajan por el costado occidental del golfo y ascienden luego por su costado oriental.

El estuario de Marirrío (Urabá) y el de la Ciénaga Grande de Santa Marta muestran diferencias marcadas en cuanto a su salinidad; mientras en Marirrío no supera el 30%, en la ciénaga puede alcanzar valores temporales de hasta 40% (Palacio, 1983).

Productividad en los estuarios

De acuerdo con Wedler (1998) entre los ecosistemas más productivos están los estuarios, los manglares, los pantanos y los playones, con valores de producción primaria neta de 2.000 $gCm^{-2}año^{-1}$. Siguen, en su orden, los arrecifes coralinos, con valores de 1.400 a

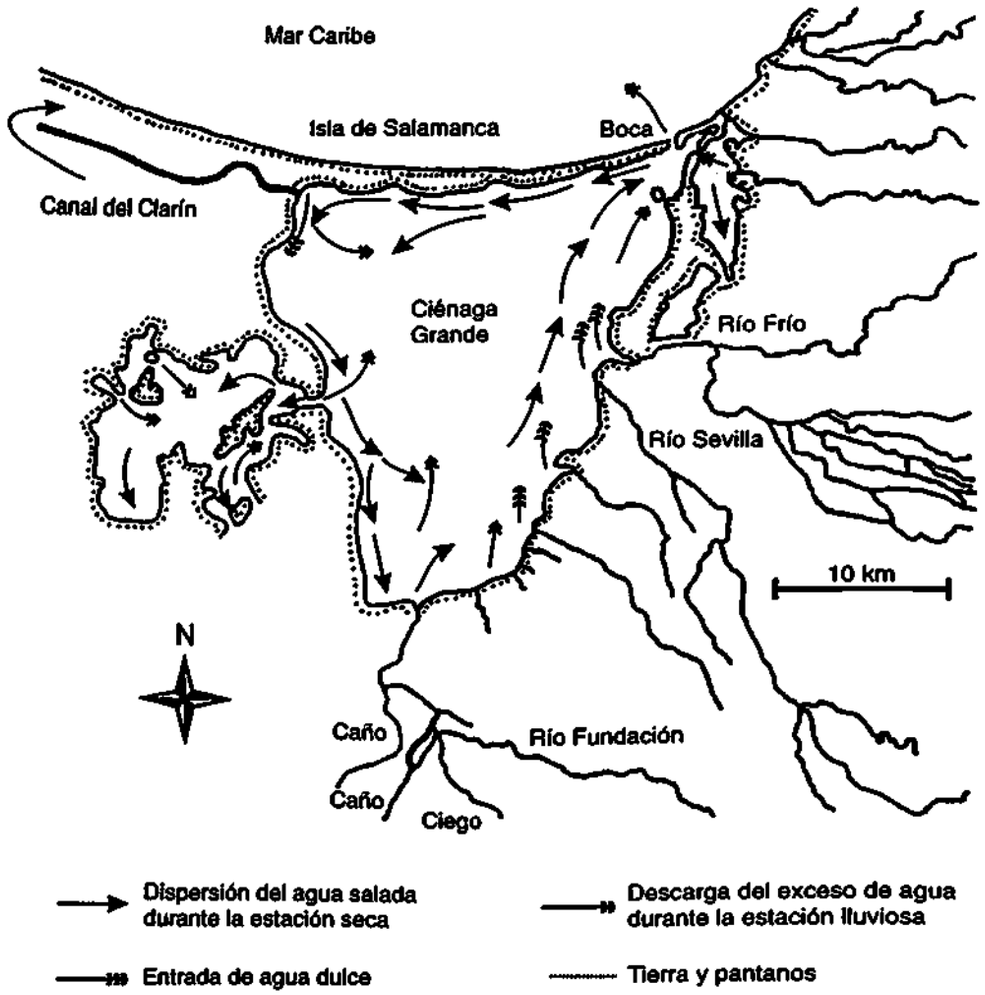


Figura 6.7 Corrientes principales en la Ciénaga Grande de Santa Marta

Fuente: tomada de Wiedemann (1973).

3.600 $gCm^{-2}año^{-1}$, y la selva tropical, con valores de 1.000 a 1.500 $gCm^{-2}año^{-1}$. Según Snedaker y Geffer (1985) los estuarios están entre los ecosistemas más productivos del mundo, alcanzando valores que fluctúan entre 10 y 25 $\times$ 10^3 kcal / m^2 al año. Los valores de productividad varían de acuerdo con el tipo de productores primarios presentes, la latitud, la época del año y las características fisicoquímicas del agua. Es fundamental tener en cuenta, también, el suministro y remoción de nutrientes, la radiación solar recibida en este tipo de ecosistemas que, por lo regular, son poco profundos, y el suministro de oxígeno, determinado en gran parte por el tipo de mezcla que en ellos se efectúa.

La productividad de un estuario depende en último término de la circulación del agua. Esta transporta nutrientes vertical y horizontalmente, mueve el plancton, mantiene y propaga las larvas de peces y crustáceos, retira los desechos animales y vegetales del sistema, controla la salinidad y remueve los sedimentos. Toda esta actividad permanente, junto con los cambios de volumen de escorrentía, velocidad de flujo, acción de las mareas y los vientos, hace que los estuarios sean uno de los ecosistemas más productivos del mundo. La figura 6.8 muestra estas relaciones.

Los estuarios, además, constituyen un medio ecológico donde algunas especies, como el camarón de mar, necesitan realizar parte de su ciclo de vida. El camarón adulto desova frente a la costa marina; allí se desarrollan las etapas juveniles de nauplios, protozoos, misis y postmisis, que migran a los estuarios donde encuentran alimento y alcanzan su desarrollo hasta adultos; finalmente regresan al mar, completando de esta manera su ciclo.

Biota estuarina

Las comunidades de estuario se componen típicamente por especies endémicas, esto es, por las que están confinadas a él y por las que vienen del mar y de los ríos, y que deben tener mecanismos osmorreguladores bien definidos para subsistir en este medio cambiante. La mayor parte de las poblaciones de peces y de camarones corresponden a especies endémicas marinas mezcladas; las ostras, por ejemplo, son típicamente estuarinas. La tabla 6.1 muestra el origen y tolerancia de la fauna que frecuenta un estuario.

Wedler *et al.* (1978), en un estudio sobre ostricultura realizado en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia), reportaron, asociadas a la ostra (*Crassostrea rhizophorae*, especie abundante y de valor comercial en la región), 26 especies de invertebrados pertenecientes a los celenterados, anélidos, moluscos y crustáceos. Algunos de estos organismos viven en asocio con las raíces del mangle *(Rhizophora mangle)* y entre ellos se encuentran: los "hidroides" *Garveia cerula* de amplio rango de salinidad (entre 6 y 33%); *Laoemedea tottoni, L. bicuspidata* y *L. congdoni*, de estrecho rango de salinidad (superior a 20%); el "antozoo" *Aiptasia tagetes*, de amplio rango de salinidad; los poliquetos *Neanthes succinea, Hidroides sp., Sabella microphtalma* y *Branchiomana nigromaculata;* los "bivalvos" *Brachidontes exustus, Congeria sallei* e *Isognomon alatus*; el cirripedio *Balanus amphitrite niveus;* y los crustáceos *Aratus pisionii, Uca sp., Gecarcinus lateralis* y *Gesarma mectum*.

Llano (1988) encontró en la zona estuarina de Marirrío, en el golfo de Urabá, 36 especies de fauna asociada a las raíces del mangle *(R. mangle)*, incluyendo vertebrados. La mayor diversidad de especies aquí encontrada, comparada con la de la Ciénaga Grande, se debe posiblemente al predominio de las condiciones mesohalinas en este estuario, cuya salinidad no supera el 30%, lo que además excluye la presencia de especies estenohalinas. El hecho de que el estuario de Marirrío tenga mayor proporción de especies eurihalinas aumenta la estabilidad a la biocenosis.

Además de macroinvertebrados, también intervienen en la productividad de los estuarios gran diversidad de formas de zooplancton, fitoplancton y perifiton. Las algas bentónicas que crecen sobre macrofitas, animales sésiles, rocas, arena y barro, pueden llegar a constituir hasta un tercio de la producción primaria anual. En las aguas tropi-

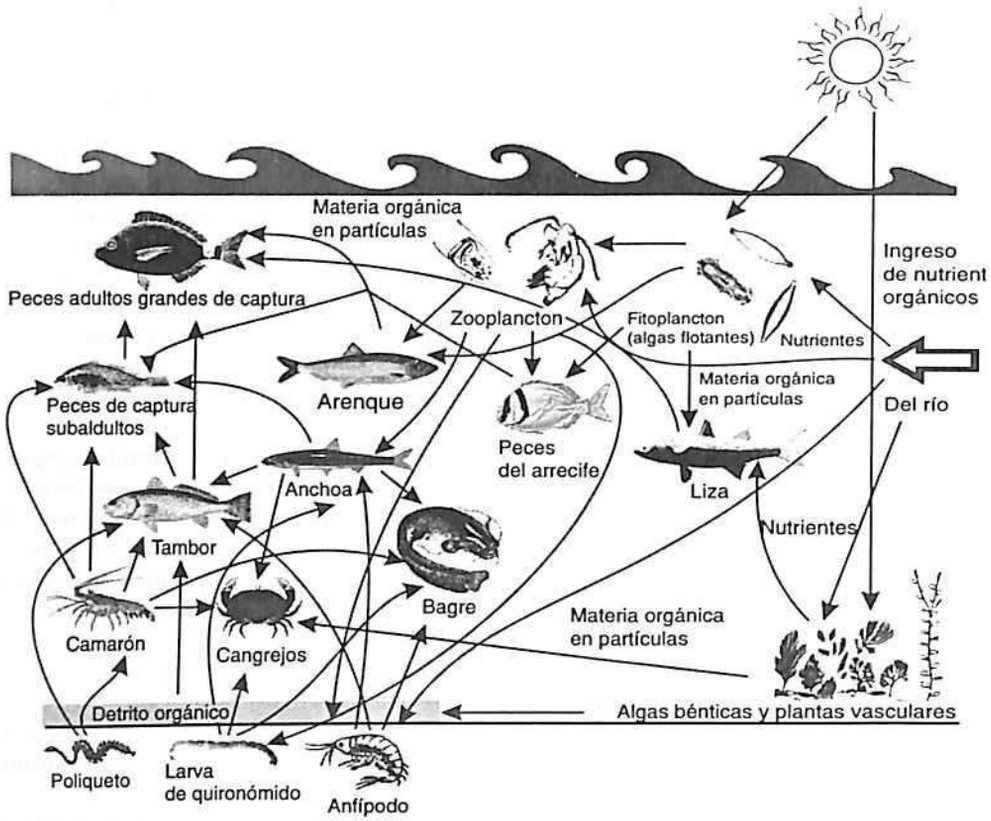


Figura 6.8 Ejemplo de red trófica en un estuario

Tabla 6.1 Origen y tolerancia de la fauna que frecuenta un estuario

Fauna estuariolímnica	*Ejemplos de especies*	*Zona*		
		Marina	*Estaurina*	*Límnica*
Marina, eurihalina	Camarón de mar	*******	+++++++++	*******
Límnica, eurihalina	Camarón de agua dulce		+++++++++	*******
Estuarina, genuina	Ostra del mangle	++++++	*********	++++++
Mar, estenohalina	Pargo rojo (*Latjanus sp.*)	******		
Límnica, estenohalina	Bocachico (*Prochilodus sp.*)			*******
Holoeurihalina	Pipones (*Poecillius sp.*)	++++++++++++++++++++++++++		

\+ distribución esporádica *distribución normal

Fuente: tomado de Wedler (1998).

cales, las praderas de *Thlassia* desempeñan también un papel muy importante en la productividad primaria, ya que proporcionan, además, un hábitat apropiado para el desarrollo del perifiton, de gran importancia para peces herbívoros.

El bosque de mangle asociado a ciénagas estuarinas es otro factor de gran valor en el trópico y el subtrópico para la productividad de los estuarios. Un ejemplo de esta formación lo constituye la Ciénaga Grande de Santa Marta, localizada en el Parque Nacional Natural Isla de Salamanca (Colombia); tiene un área de 450 km^2 y está rodeada del mangle rojo *Rhizophora mangle* en toda su extensión lacustre (véase figura 6.9). El bosque de mangle se caracteriza por ser la vegetación de mayor productividad biológica neta. El *manglar*, compuesto además por otra variedad de plantas fuera del mangle que es el predominante, se desarrolla en los litorales tropicales y subtropicales de suelo plano y fangoso, inundado periódica y parcialmente por aguas de carácter estuarino. Además, tiene la propiedad de fijar sedimentos, lo que ayuda a consolidar el litoral.

La función principal de los mangles está relacionada con su asombrosa producción de biomasa utilizada como alimento por peces, reptiles y muchos más organismos adaptados a la vida estuarina. Al caer las hojas al agua, estas se fragmentan, se oxidan y se humedecen, hasta convertirse en detritos de unos 2 mm de diámetro. De esta manera, entran en suspensión en el agua en forma de proteína pura, que es utilizada como alimento por ostras, crustáceos, camarones, peces y muchos otros organismos, incluyendo las aves. La proteína sobrante se mineraliza y es utilizada de nuevo por los manglares en su proceso de síntesis de materia orgánica.

Factores que afectan la productividad y estabilidad en los estuarios

La importancia del mantenimiento de los estuarios radica en que estos: *a.* son la fuente de suministro de nutrientes y materiales orgánicos, tanto para las áreas costeras como para las de agua dulce, cuya distribución se realiza por el efecto de las corrientes y las mareas; *b.* constituyen el hábitat para numerosas especies de valor comercial, como ostras y peces; y *c.* son el lugar donde muchas especies de aves migratorias encuentran refugio y alimento, y otras, como el camarón, el medio adecuado para su desarrollo de juvenil a adulto, para regresar al mar y cumplir así su ciclo biológico.

Todo el potencial productivo de los estuarios, que como ya se dijo es uno de los más grandes del mundo, está en peligro por la acción irresponsable del hombre, por causa de la sobreexplotación del recurso pesquero, la contaminación, la destrucción del manglar y el taponamiento de sus comunicaciones con el mar.

La sobreexplotación del recurso pesquero es una práctica frecuente en América tropical. Se realiza utilizando artes de pesca por medio de las que se capturan miles de ejemplares, sin alcanzar la talla mínima, que luego son desechados. También es frecuente el uso de dinamita, con la cual no solamente se destruyen los hábitats propios de las especies, sino que también mueren miles de ejemplares sin valor comercial.

La contaminación de origen industrial, agrícola y doméstica es una de las más graves amenazas para muchos estuarios del mundo. Vertimientos de fábricas con sustancias tóxicas envenenan los peces y demás fauna acuática, e impiden el desarrollo normal de numerosos organismos. Zonas agrícolas aledañas, donde se emplean masivamente pesticidas, constituyen una grave amenaza para el ecosistema y para la salud del hombre, ya que muchos contaminantes pueden llegar a él magnificados a través de la cadena alimenticia. La intensa actividad agrícola de la Sierra Nevada de Santa Marta, en Colombia, constituye una grave amenaza para la Ciénaga Grande, y la fumigación de maderas, para el estuario del río Atrato y el golfo de Urabá. De la misma manera, la contaminación por desechos orgánicos provoca bajas de oxígeno en el agua y contamina, con bacterias de origen fecal *(Escherichia coli)*, alimentos de tanta importancia como las ostras.

El uso creciente de los estuarios para el transporte de petróleo y productos químicos, bien sea por barcos, planchones, oleoductos

Figura 6.9 *Rizophora mangle*, Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia)

o ferrocarriles, constituye una permanente amenaza para estos frágiles ecosistemas. La lenta circulación del agua hace que su eliminación sea más difícil y la acción tóxica actúe por más tiempo.

La construcción de obras civiles que impliquen el taponamiento de canales que comunican el estuario con el mar o impidan la llegada del agua de los ríos a este, constituyen una de las más mortíferas acciones que atentan no solo contra la vida del mismo, sino también contra la de las zonas aledañas que de él dependen, como los bosques de manglar y la rica biota a ellos asociada.

Una práctica frecuente es represar los ríos antes de llegar a los estuarios, con el fin de utilizar sus aguas para regadío o para suministro de agua potable. Esta práctica hace que el ecosistema se torne hipersalino, por falta de agua dulce que favorezca la dilución del agua salada.

También ocurre que, por la construcción de una vía, se taponen canales de comunicación entre el estuario y el mar, produciéndose, en este caso, una hiposalinización del sistema, por exceso de aguas dulces que no encuentran luego una salida hacia el mar. Si la construcción de la vía implica dividir en dos el sistema estuarino, vendrá una hipersalinización en el lado costero, con consecuencias igualmente desastrosas.

La construcción de la vía Barranquilla-Ciénaga Grande en la costa norte de Colombia, a lo largo de la isla de Salamanca, se ha convertido en uno de los clásicos ejemplos de la destrucción de una zona estuarina con características dramáticas no comparables con otra zona similar en el mundo. La construcción de dicha vía implicó el cierre mediante relleno sólido de numerosas bocas o zonas de flujo entre la Ciénaga y el mar, conservándose solo una boca principal llamada Boca de la Ciénaga (véase figura 6.10). Como consecuencia de ello, la zona de manglar a ambos lados de la carretera comenzó a morir lentamente: la una, por baja de salinidad en el sistema, y la otra, por hipersalinización del mismo. De los 60 km^2 de manglar existente en esta zona, hoy ha muerto cerca del 50%, como se muestra en la figura 6.11.

Según Wiedmann (1973), la recomendación más apropiada para mejorar la situación de la Ciénaga sería la de abrir una boca a la altura de Tasajera y aun otra en Mahoma. Sin embargo, esta situación ya ha variado mucho en los últimos años, por lo que se requeriría de nuevos estudios para tomar una determinación apropiada.

La tala del bosque de mangle por parte de los nativos para leña y por compañías para la construcción y para la obtención industrial de diversos productos como taninos, drogas y papel, constituye otra grave amenaza para este recurso, cuya desaparición implica la pérdida simultánea de la rica fauna acuática y terrestre asociada a él y, por consiguiente, una pérdida irreparable en la productividad del estuario.

La figura 6.12 presenta algunos de los problemas causados por el hombre al complejo manglar-ciénaga al pretender convertirlos en áreas residenciales, comerciales, industriales y agrícolas.

Snedaker y Geffer (1985) consideran que el mantenimiento del manglar debe ser integrado con el mantenimiento del estuario; por tanto, para la conservación integrada de estos dos ecosistemas se debe: *a.* mantener la topografía y el carácter del sustrato del bosque y de los canales; *b.* perpetuar los patrones naturales y los ciclos de actividad de las mareas y escorrentías de agua dulce; *c.* mantener los patrones naturales, temporales y espaciales de salinidad en las aguas superficiales y subterráneas; *d.* mantener el equilibrio natural entre acumulación, erosión y sedimentación; *e.* establecer una cosecha que iguale la demanda de los productos solicitados; *f.* desarrollar planes de contingencia con el fin de atender

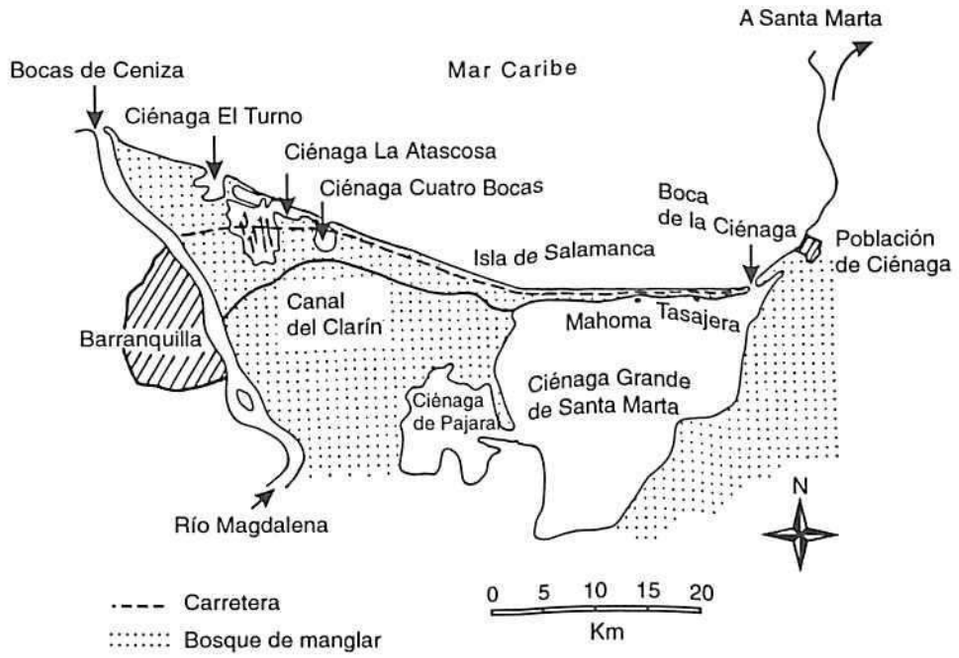


Figura 6.10 Carretera Barranquilla-Santa Marta, causante de la muerte del manglar por cierre de numerosas bocas entre el mar y el estuario

Figura 6.11 Bosque de mangle muerto, isla de Salamanca (Colombia)

Figura 6.12 Impactos costeros asociados a la contaminación de bosques de manglar

Fuente: tomada de Snedacker y Geffer (1985).

emergencias en caso de derrames de petróleo o productos tóxicos; y *g.* evitar toda actividad que frene la circulación del agua en el área de los manglares y del estuario.

7

Los embalses

En las últimas décadas, entre las modificaciones más significativas que el hombre ha realizado en el ambiente está la construcción de embalses (Jenkins, 1976). La creación de un embalse implica el cambio brusco de un ecosistema terrestre a uno acuático, y al tiempo, el cambio de un ecosistema lótico a uno lenítico (véase figura 7.1). El primer paso, es decir, la inundación de un área terrestre que antes tenía una función social y económica, implica un impacto sobre una población que debe relocalizarse y a menudo cambiar de hábitos de vida; a su vez, la zona que se va a inundar es un ecosistema natural cuyo valor ecológico debe ser cuidadosamente estudiado antes de ocasionar pérdidas irreparables.

Un *embalse* es un centro colector de eventos (Tundisi, 1985, 1986*a*), un híbrido entre un río y un lago (Margalef, 1983). Estas constituyen definiciones concisas, pero poco claras y precisas. Tundisi (1986*b*) considera los embalses como concentradores y digestores de contaminantes químicos provenientes de la vertiente, como también archivos de información de desarrollos económicos y cambios ecológicos ocurridos en el área de captación. Son entonces sistemas abiertos, integradores de la cuenca total; por tanto, la cuenca influenciará el cuerpo de agua y a la inversa.

Una definición clara y precisa de represa o embalse debe considerar entonces sus cuatro aspectos principales: su carácter de cuenca artificial, su condición de híbrido entre río y lago, de vaso reactor y de centro colector de eventos.

Los problemas en un lago o embalse provienen generalmente de: 1. la descarga de desechos orgánicos biodegradables; 2. la descarga de nutrientes provenientes de aguas de desecho en general —1 y 2 son fuentes puntuales—; 3. la contaminación no puntual de nutrientes originados principalmente de fuentes agrícolas; 4. la lluvia ácida —causada por contaminantes aéreos: SO_2 y NO_x—; 5. la descarga de sustancias tóxicas de fuentes industriales o agrícolas; y 6. las descargas termales y de material particulado.

Veamos algunas diferencias entre lagos y embalses (Odum, 1972; Margalef *et al.*, 1976; Margalef, 1983; Ryding y Rast, 1992; Straškaba *et al.*, 1993):

- Los lagos son creados en el tiempo geológico, son de origen natural; los embalses son de origen artificial.
- Los embalses tienen entre 10 y 100 años, mientras que los lagos más antiguos, entre 10.000 y 10.000.000 (Margalef, 1983).
- Mientras los lagos tienen forma regular (véase figura 7.2*a*), los embalses son generalmente dendríticos (con valores altos del índice de desarrollo de la línea costera) (véase figura 7.2*b*).
- La profundidad máxima en los lagos está localizada cerca del centro (véase figura 7.3*a*), en los embalses se sitúa cerca de la presa (véase figura 7.3*b*).

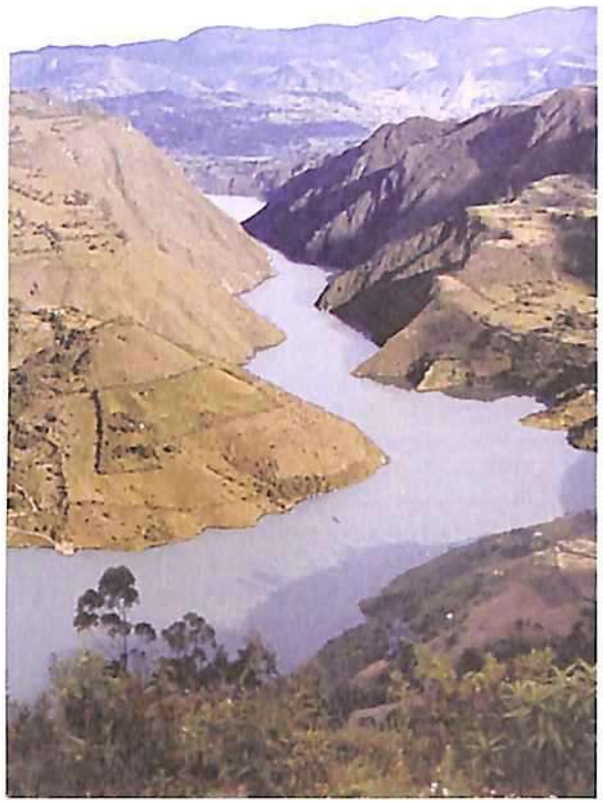


Figura 7.1 Vista panorámica del embalse del Guavio, Cundinamarca (Colombia)

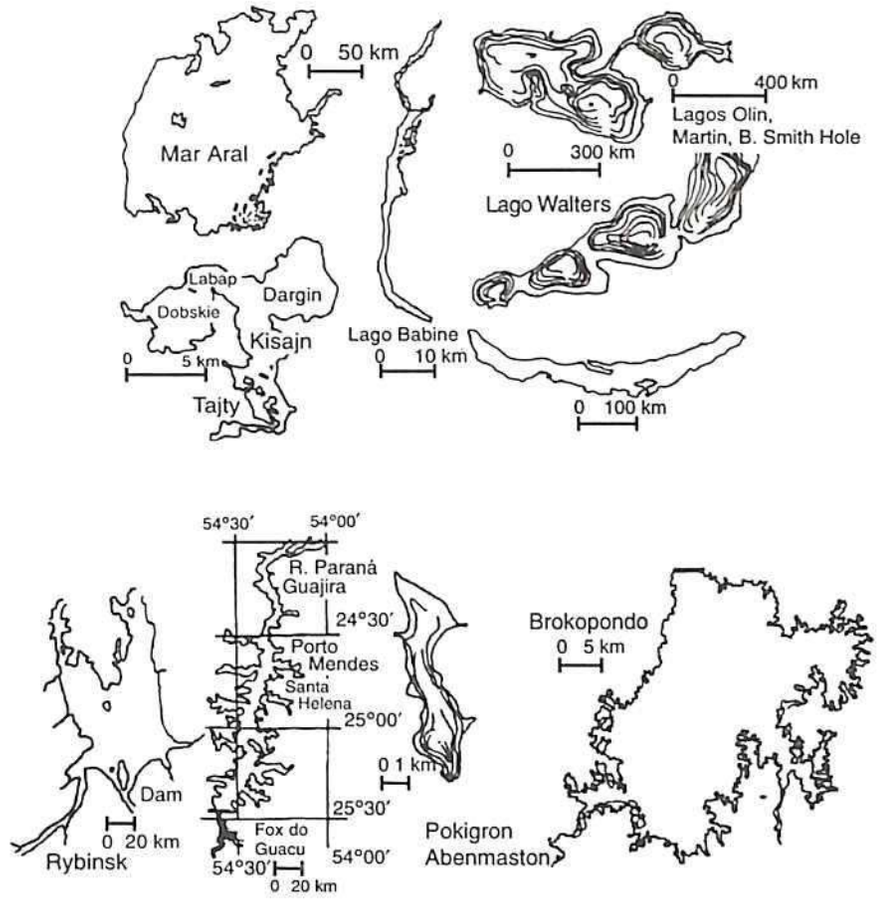


Figura 7.2 Comparación de la forma de lagos (parte superior) y embalses (parte inferior)

Fuente: tomada de Straskava *et al.* (1993).

- La tasa de renovación de agua en los embalses es menor que en un río y, generalmente, mayor que en un lago.
- La organización vertical del lago y la horizontal del río quedan sustituidas por otra organización intermedia y característica, en la que es importante resaltar la asimetría entre la presa o dique y la cola del embalse (véase figura 7.3*b*).
- En los embalses se alteran los períodos de mezcla y estratificación propios de un lago a causa de los movimientos horizontales del agua y su tasa de renovación, que suelen ir acompañadas de cambios importantes en el nivel y en los perímetros húmedos.
- Si la finalidad del embalse es regular las salidas, entonces los cambios de nivel son grandes, para absorber la variabilidad de las entradas. Esta variabilidad afecta en grado diferente a los diversos estratos.
- La producción primaria en los embalses depende menos del retorno a la superficie de los elementos nutritivos acumulados en las capas profundas y más de la alimentación superficial.
- Los embalses presentan mayor sedimentación que los lagos; por tanto, su agua es más turbia y de menor transparencia, lo cual puede llegar a contrarrestar el efecto del suministro de nutrientes a través de las entradas.
- Los sedimentos del fondo son de carácter autóctono en los lagos y de tipo alóctono en los embalses. En general, el material autóctono se sedimenta en la zona limnética del embalse, mientras que el material alóctono se acumula cerca a la cola del mismo.
- Las comunidades en los embalses son de composición más pobre que en los lagos y cambian con mayor rapidez.
- En los embalses, la biomasa es menor y posee una tasa de renovación más elevada.
- El termoclino de los embalses presenta un gradiente menor y a veces se sitúa a profundidades mayores.
- El viento, que sopla generalmente en los embalses en el sentido de su eje longitudinal, puede tener mayor influencia en la irregularidad de la estratificación térmica.
- Los embalses son ecosistemas forzados, con alto suministro de material nutritivo en superficie (fuentes alóctonas), desnitrificación en el hipolimnion anóxico y alta precipitación de fósforo y materia orgánica; por ello, muchos embalses son prácticamente meromícticos y no circulan por debajo de la toma de agua. Esta escasez de retorno es compensada con creces por la entrada de nuevos nutrientes.
- Si se consideran cuencas de la misma área e igual precipitación, la relación entre el perímetro de la línea costera y el área de la cuenca es mayor en embalses, ya que estos tienen un índice de desarrollo del perímetro mucho mayor que en los lagos. Para embalses de igual tamaño y localizados en igual precipitación tiene menor tiempo de residencia el que presente la mayor cuenca (véanse figuras 7.4*a* y 7.4*b*).
- Los embalses nacen en condición heterotrófica, por lo que deben descomponer la materia orgánica que se hallaba en el fondo del vaso inundado, siempre y cuando esta no haya sido removida previamente. Un ejemplo típico de esta condición es el embalse El Peñol en Antioquia (Colombia).
- La profundidad de la salida es

superficial en los lagos y generalmente profunda en los embalses. Consecuentemente, los lagos serán exportadores de calor, pero trampas de nutrientes, mientras que los embalses serán exportadores de aguas frías, ricas en elementos nutritivos, pero pobres en oxígeno.

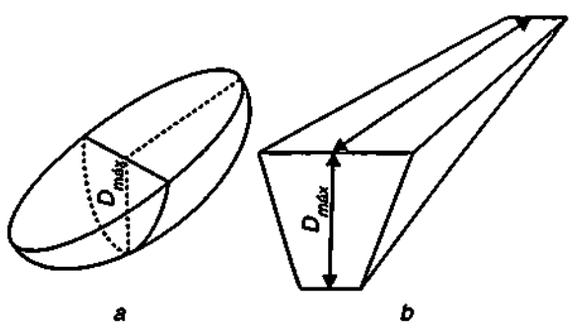


Figura 7.3 Representación simplificada de morfometrías. *a.* un lago. *b.* un embalse

Fuente: tomada de Straskava *et al.* (1993).

Registro mundial de embalses

El rápido desarrollo industrial y tecnológico en los últimos cuarenta años ha fomentado la construcción de embalses como una de las principales fuentes de generación hidroeléctrica y suministro de agua para las poblaciones.

Mermel (1989) presenta un listado actualizado de los 452 embalses más grandes del mundo. Para ser incluido en este listado, un embalse debe cumplir cualquiera de las siguientes características: *a.* tener una presa de mínimo 150 metros de altura; *b.* un volumen de presa igual o superior a $15.000 \times 10^3\ m^3$; *c.* una capacidad de almacenamiento mínima de $25.000 \times 10^6\ m^3$; y *d.* generar mínimo 1.000 MW. El mismo autor presenta los 25 embalses más grandes del mundo, en cuanto a volumen se refiere, encontrándose entre estos el embalse Guri en Venezuela, el Chapetón en Argentina, el Serra da Mesa y el Tucurui ambos en Brasil (véase tabla 7.1).

A pesar de que el embalse de Itaipú, construido sobre el río Paraná entre Brasil y Paraguay, no está catalogado entre los más grandes en cuanto a volumen se refiere, era el mayor generador de energía en el mundo (12.600 MW) desde 1983 hasta la creación del embalse Turukhansk, en la Unión Soviética, que genera 20.000 MW desde 1994.

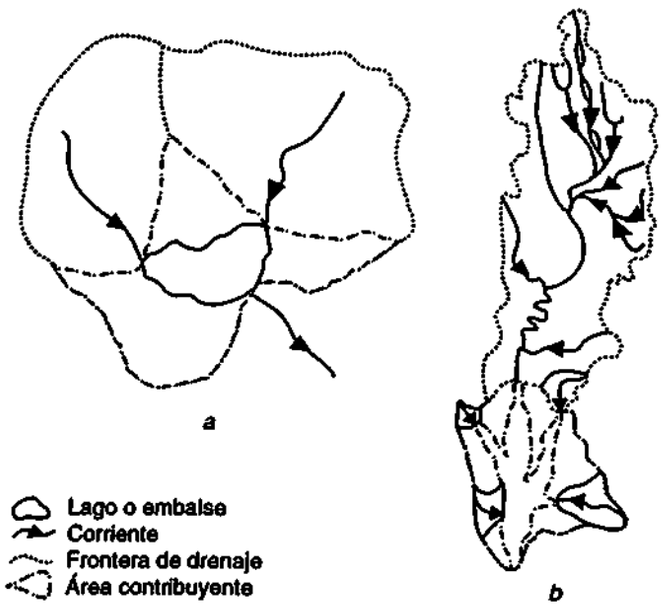


Figura 7.4 Características de la cuenca de drenaje. *a.* Lago; *b.* embalse.

Fuente: tomada de Thornton *et al.* (1990).

Tabla 7.1 Veinticinco de los embalses del mundo con mayor volumen

Embalse	*País*	*Río o cuenca*	*Volumen* ($m^3 \times 10^6$)
1. Owen Falls	Uganda	Lage Victoria/Nilo	2.700.000
2. Kariba	Zimbawe/Zambia	Zambezi	180.600
3. Bratsk	Antigua Unión Soviética	Angara	169.270
4. Aswán, Alto	Egipto	Nilo	168.900
5. Akosombo	Gana	Volta	148.000
6. Daniel Johnson	Canadá	Manicouagan	141.852
7. Guri (Raúl Leoni)	Venezuela	Caroni	138.000
8. Krasnoyarsk	Antigua Unión Soviética	Yenisei	73.300
9. Bennett, W.A.C.	Canadá	Peace	70.309
10. Zeya	Antigua Unión Soviética	Zeya	68.400
11. Caroba Bassa	Mozambique	Zambezi	63.000
12. La Grande 2	Canadá	La Grande	61.715
13. Chapetón	Argentina	Paraná	60.600
14. La Grande 3	Canadá	La Grande	60.020
15. Ust-Llim	Antigua Unión Soviética	Angara	59.300
16. Boguchany	Antigua Unión Soviética	Angara	58.200
17. Volga-V.I. Lenin (Koibysheu)	Antigua Unión Soviética	Volga	58.000
18. Serra da Mesa (São Felix)	Brasil	Tocantins	54.000
19. Caniapiscau 3, 4 y 5	Canadá	Caniapiacau	53.800
20. Upper Wainganga	India	Wainganga	50.700
21. Bukhtarma	Antigua Unión Soviética	Lrtysh	49.800
22. Ataturk	Turquía	Eufrates	48.700
22. Irtutsk	Antigua Unión Soviética	Angara	45.800
24. Tucurui (Raúl G. Lhano)	Brasil	Tocantins	45.800
25. Turukhansk	Antigua Unión Soviética	Bajo Tunguska	45.000

Fuente: tomada de Mermel (1989).

Los datos presentados por Fels y Keller (1973) indican cómo 41 embalses con áreas superiores a $1.000\ km^2$ cubren una superficie de cerca de $115.000\ km^2$. En total, se estima que el área cubierta por los embalses en el mundo actualmente (sin contar numerosos embalses pequeños) puede ascender a $350.000\ km^2$.

En América Latina la construcción de embalses para propósitos hidroeléctricos data de los años treinta. En un reporte de las Naciones Unidas (1980) sobre el agua y el ambiente en América Latina, se registran cerca de 140 embalses con capacidades superiores a $100.000.000\ m^3$ (véase figura 7.5). El Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente (Cepis), cuya sede se halla en Lima (Perú), recopila información sobre lagos y embalses en el trópico.

Hasta 1985, en Colombia se contabilizaban 30 centrales hidroeléctricas con capacidad superior a 10 MW, 20 con capacidad entre 1 y 10 MW y 29 menores de 1 MW (Isa, 1985b). La mayor parte de este desarrollo se ha realizado

básicamente en las tres últimas décadas. Dicha producción de energía representa apenas cerca del 10% del potencial hidroeléctrico de Colombia, por lo que se espera para un futuro inmediato gran actividad en este campo, con los consiguientes impactos ecológicos, económicos y sociales que implican estos proyectos. La tabla 7.2 presenta algunas de las características de los 26 embalses más importantes de Colombia.

Figura 7.5 Ubicación de embalses de más de 100.000.000 m^3 en América Latina

Fuente: tomada de ONU, Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (1980).

Partes de un embalse con central hidroeléctrica

La figura 7.6 muestra el perfil de un embalse, donde se aprecian además las partes que lo integran a la central generadora de energía.

Caudales: representan la cantidad de agua que alimenta la central regulada por el embalse construido para tal propósito. Así por ejemplo, el embalse de Punchiná (Antioquia, Colombia) tiene una capacidad de almacenamiento de 72.000.000 m^3, de los cuales 50 millones se utilizan para proporcionar un caudal de 143 m^3 / s. Para este propósito se requirió construir 21 km de túneles.

Presa: es el muro de contención constituido en lleno o concreto, cuya estructura permite el represamiento de aguas. La altura de la presa varía de acuerdo con el tipo de embalse. La presa más alta, hasta ahora construida, es la del embalse Rogum en la Unión Soviética con 335 m de altura, una longitud de 800 m y 6.000.000 m^3 de lleno de suelos residuales compactados. La presa tiene un rebosadero para la salida del agua cuando el embalse llegue a nivel máximo (véase figura 4.10).

Torres de captación: son estructuras controladas con compuertas cilíndricas diseñadas para captar los caudales requeridos para la generación de la central.

Túneles de conducción: llevan agua a presión para alimentar las unidades de generación en la casa de máquinas. En la parte inferior se construyen almenaras, cuya función es aliviar presiones de agua cuando se cierra una o varias turbinas. En este caso la almenara se llena de agua y se vacía cuando se abren de nuevo las turbinas.

Casa de máquinas: llamada también central, puede estar localizada sobre la tierra o enterrada a varios cientos de metros de profundidad, dependiendo del tipo de em-

Tabla 7.2 Características de los 26 principales embalses de Colombia

Embalse	*Año*	*Río principal*	$D_{máx.}$ *(m)*	*Área (ha)*	*Perímetro (km)*	*Cota máx. (niv. máx.)*	*Capacidad instalada (MW)*	*Vol. útil total (Mm^3)*	*Caudal (m^3/s)*	*Residencia (días)*	*Propósito*
Alto Anchicayá (Valle)	1974	Anchicayá	132	140	25	640	345	30	99	3,5	Energía
Bajo Anchicayá (Valle)	1959	Anchicayá	53	-	-	195	64	15	110	1,6	Energía
Betania (Huila)	1987	Magdalena	91	7.400	-	561	510	-	786	15,0	Energía y control
Calima 1 (Valle)	1967	Calima	98	1.980	-	1.400	120	438	75	66,6	Energía
Chuza (Cundinamarca)	1983	Chingaza	27	98	-	3.850	-	225	13	200,2	Acueducto
Guatapé (Antioquia)	1973	Nare	60	6.365	419	1.887	560	-	86	153,7	Energía
Guájaro (Bolívar)	.	.	-	1.150	-	60	-	238	-	-	Riego
Guavio (Cundinamarca)	1993	Guavio	232	1.160	15	1.640	1000	950	72	152,7	Energía
La Esmeralda (Boyacá)	1976	Bata	226	1.260	83	1.277	1000	634	160	45,8	Energía
La Fe (Antioquia)	1972	Las Palmas	30	139	8	2.155	-	12	8	17,3	Acueducto
Miel I (Caldas)	2002	La Miel	188	2.050	-	445	400	-	-	-	Energía
Miraflores (Antioquia)	1965	Tenche	63	800	47	2.062	-	-	18	90,8	Energía
Muña (Cundinamarca)	1944	Bogotá	5	933	-	2.580	36	10	1	115,7	Energía
Neusa (Cundinamarca)	1951	Neusa	11	950	-	2.997	190	106	2	4,6	Acueducto
Playas (Antioquia)	1987	Guatapé	65	702	-	980	200	47	126	4,3	Energía
Prado (Tolima)	1973	Prado	90	3.900	-	370	55	500	115	50,3	Energía
Porce II (Antioquia)	2001	Porce	118	890	-	922	392	-	201	4,7	Energía
Punchiná (Antioquia)	1984	Guatapé	65	340	17	775	1.240	50	142	4,1	Energía
Río Grande (Antioquia)	1969	Río Grande	59	1.100	-	-	325	100	50	231	Energía y acueducto
Río Mayo (Nariño)	1969	Mayo	16	56	-	1.500	21	450	11	473,3	Energía
Salvajina (Cauca)	1985	Cauca	148	2.031	102	1.155	270	753	350	24,9	Energía y control
San Lorenzo (Antioquia)	1987	Nare	57	1.070	42	1.250	170	180	40	52,1	Energía
Sisga (Cundinamarca)	1951	-	15	676	-	2.780	-	101	3	389,5	Acueducto
Tominé (Cundinamarca)	1962	Tominé	19	3.690	-	2.605	-	690	4	1.995,0	Acueducto
Troneras (Antioquia)	1962	Guadalupe	37	465	35	1.775	36	36	26	16,0	Energía
Urrá I (Córdoba)	2000	Sinú	73	7.400	-	128	340	-	700	19,8	Energía y control

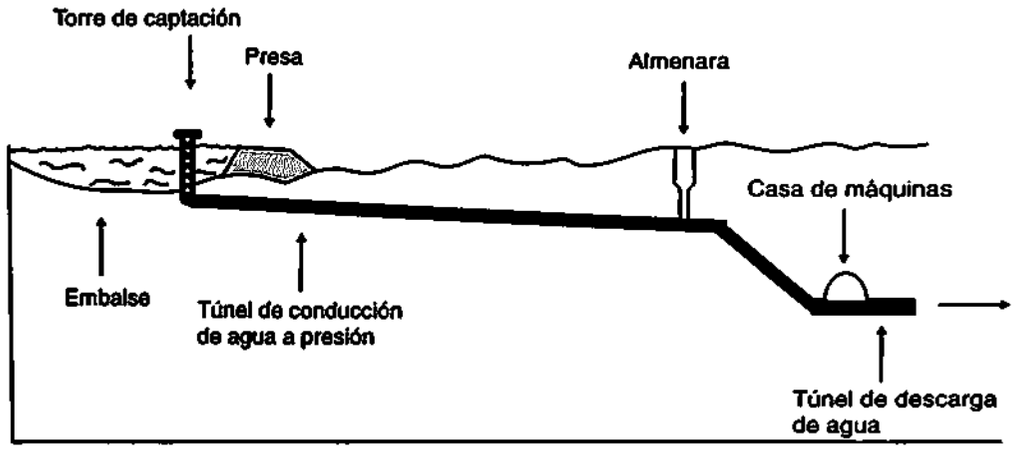


Figura 7.6 Perfil de un embalse con central hidroeléctrica

balse, de la clase de unidades de generación utilizadas y de la topografía del terreno. Existen básicamente dos tipos de unidades de generación: la Pelton, que se mueve por presión de caída del caudal sobre sus aspas, y la Francis, que no requiere caída sino volumen. El agua utilizada sale luego por túneles de descarga y es normalmente vaciada de nuevo a su antiguo lecho. En represas muy profundas y con un tiempo de retención hidráulica muy largo, el agua sale por lo regular en condiciones anóxicas y cargada de ácido sulfhídrico, perjudicial para la vida en el río, especialmente en los primeros tramos (que pueden ser kilómetros) de recorrido.

Zonas de un embalse

Zona riberina (cola del embalse): las muestras obtenidas en esta zona contienen restos vegetales entremezclados con capas de sedimentos clásticos, es decir, a partir del depósito o roca formada por los fragmentos preexistentes. En ella, la velocidad del flujo disminuye rápidamente, sedimentándose partículas de arena y limo gruesas, al igual que una porción del material orgánico particulado. Aunque la respiración puede ser alta, la zona riberina es por lo general poco profunda y bien mezclada y, en consecuencia, aeróbica. La velocidad y la turbulencia del río disminuidas en esta zona no mantienen por mucho tiempo las algas en suspensión y la alta turbidez minimiza la penetración lumínica, por lo que la fotosíntesis debe ser baja. Estas algas son generalmente diatomeas de pared gruesa provenientes del perifiton del río, que resisten la alta abrasión durante el transporte por él, pero que se hunden rápidamente en un régimen de baja energía (Thornton *et al.*, 1982, 1990) (véase figura 7.7).

Zona de transición (zona media del embalse): en esta área se sedimentan arcillas y limos de tamaño grueso a medio, y materia orgánica particulada. Es una zona donde impera la anoxia, por el procesamiento biológico de materia orgánica particulada fina que puede agotar rápidamente el oxígeno hipolimnético. Estas condiciones aceleran la desnitrificación (incremento del amonio) y la resolubilización del fósforo, el manganeso y el hierro adsorbidos al material particulado sedimentado, y la liberación del H_2S a la columna de agua. Una de las principales características de esta zona es su dinámica (Thornton *et al.*, 1990) (véase figura 7.7).

Zona lacustre (zona de presa): es la más profunda del embalse, con características similares a las de un lago. En ella predomina el

plancton, disminuye la sedimentación del material inorgánico, la penetración de luz es suficiente para promover la producción primaria. Existe en esta zona limitación potencial de nutrientes y la producción de materia orgánica excede el procesamiento de la misma dentro de la zona de mezcla (véase figura 7.7).

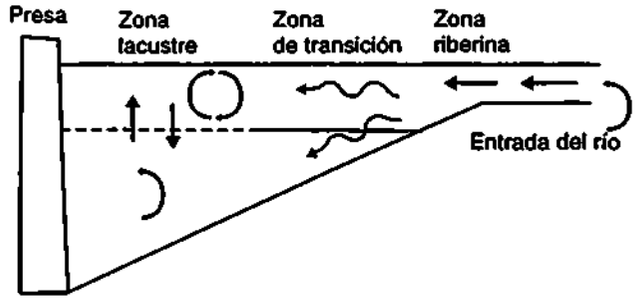


Figura 7.7 Zonas de un embalse

Fuente: tomada de Thornton et al. (1990).

Los embalses en Colombia

La mayoría del área embalsada colombiana se encuentra en la cuenca del río Magdalena, Provincia Andina (Donato, 1991) (véase figura 7.8), en la cual está asentado el 79% de la población del país y es el eje de mayor desarrollo productivo. Por ello, están localizados sobre cuencas alteradas y de gran importancia socioeconómica. Como consecuencia, se encuentran profundamente modificados, bien sea por procesos acelerados de colmatación y eutrofización por la llegada de materiales alóctonos provenientes de la cuenca o por materiales autóctonos provenientes del metabolismo interno.

Según Márquez y Guillot (1987, 2001) 16% de los embalses se encuentran en clima cálido (por debajo de los 1.000 msnm), 50% en clima templado (entre 1.000 y 2.000 msnm) y 34% en clima frío (altura por encima de los 2.000 msnm).

El comportamiento limnológico de los embalses tropicales situados en países en desarrollo sigue siendo poco conocido. Colombia no es una excepción, pues de cerca de 40 embalses medianos y pequeños, solo unos pocos han sido estudiados parcialmente. En los últimos años se efectuaron estudios más o menos detallados acerca de los efectos ambientales de ciertos proyectos (Márquez y Guillot, 1987, 2001).

Hasta 1987 el área embalsada del país era 41.593 ha, lo que representaba el 0,3% del área embalsada de la antigua Unión de Repúblicas Socialistas Soviéticas y el 1% de la de Estados Unidos. Sin embargo, se esperaba que el área embalsada colombiana se triplicaría hacia finales de la década del noventa, hasta alcanzar un área aproximada de 125.000 ha (Valderrama, 1987), lo que no se cumplió.

En Colombia casi todos los esquemas de instalación hidroeléctrica de acuerdo con el método de almacenamiento de agua son del tipo pasivo, es decir, que una corriente de agua es represada para crear un embalse. Los flujos y niveles de agua son controlados en la represa para proveer energía para las turbinas y mantener el flujo de agua hacia los tributarios.

El segundo esquema para generación hidroeléctrica es el de almacenamiento por bombeo, en el cual el agua es impulsada desde una fuente baja (utilizando energía hidroeléctrica) a un embalse alto. Un ejemplo de este tipo lo constituye el embalse La Fe en el municipio del Retiro, en el departamento de Antioquia (Colombia).

Aprovechamientos en cadena son pocos en Colombia, citándose en Antioquia el caso de los ríos Nare, que alimenta los embalses El Peñol y San Lorenzo; y Guatapé, que surte los embalses Las Playas y Punchiná (véase figura 7.9).

Con la altitud disminuyen las temperaturas medias del agua y la conductividad eléctrica, mientras que la concentración de oxígeno disuelto y el porcentaje de saturación se incrementan. La figura 7.10 muestra

el amplio rango altitudinal de los embalses asociados con proyectos hidroeléctricos en Colombia.

El área, por representar la superficie de entrada de energía solar al cuerpo de agua, está en relación con sus propiedades térmicas y con la producción primaria, relacionadas a su vez con el balance de gases y nutrientes. En cuanto a área, los embalses colombianos son altamente variables (véase figura 7.11).

Los tiempos de residencia altos implican mayor tiempo para la sedimentación de sólidos, una zona fótica mayor, más tiempo para la descomposición de material orgánico y, por tanto, mayor demanda bioquímica de oxígeno. Se espera que estos problemas se presenten en los embalses de la esquina superior derecha de la figura 7.12.

La mayoría de los embalses colombianos tienen profundidades máximas menores de 50 m (véase figura 7.13). A mayor profundidad se espera que existan zonas de baja circulación, menor oxigenación y mezcla; igualmente, muestran fluctuaciones altas de nivel (véase figura 7.14) y volumen variable (véase figura 7.15).

Figura 7.8 Regiones de Colombia donde se ubican los embalses

Consideraciones básicas sobre embalses

La construcción de grandes embalses comenzó en 1915 a causa del surgimiento de recursos técnicos necesarios y al incremento de las necesidades de energía. Los fines para los cuales se construyen los embalses son los siguientes: 1. regulación del suministro de agua a la agricultura en lugares de pluviosidad fluctuante o irregular, o donde la lluvia cae fuera de la estación favorable; 2. irrigación de tierras alejadas de la red hidrográfica principal o pertenecientes incluso a otras cuencas; 3. obtención de energía eléctrica, y 4. suministro de agua potable a ciudades o industrias. Al tercero y cuarto fines se ajustan la mayoría de los embalses en Colombia. Actualmente muchos de ellos son, además, utilizados para recreación y turismo, convirtiéndose así en lo que se denominan embalses multipropósito. En la tabla 7.3 se muestra el impacto producido por los embalses.

Si por un lado hay efectos negativos, por el otro hay ganancias económicas con la implementación de los múltiples usos de los embalses, los cuales dependen de complejas interacciones y de un gerenciamiento adecuado que puede lograrse si ocurre un acompañamiento de los patrones de complejidad del sistema y de sus permanentes alteraciones, resultado de acciones antrópicas en la cuenca hidrográfica (Tundisi, 1999).

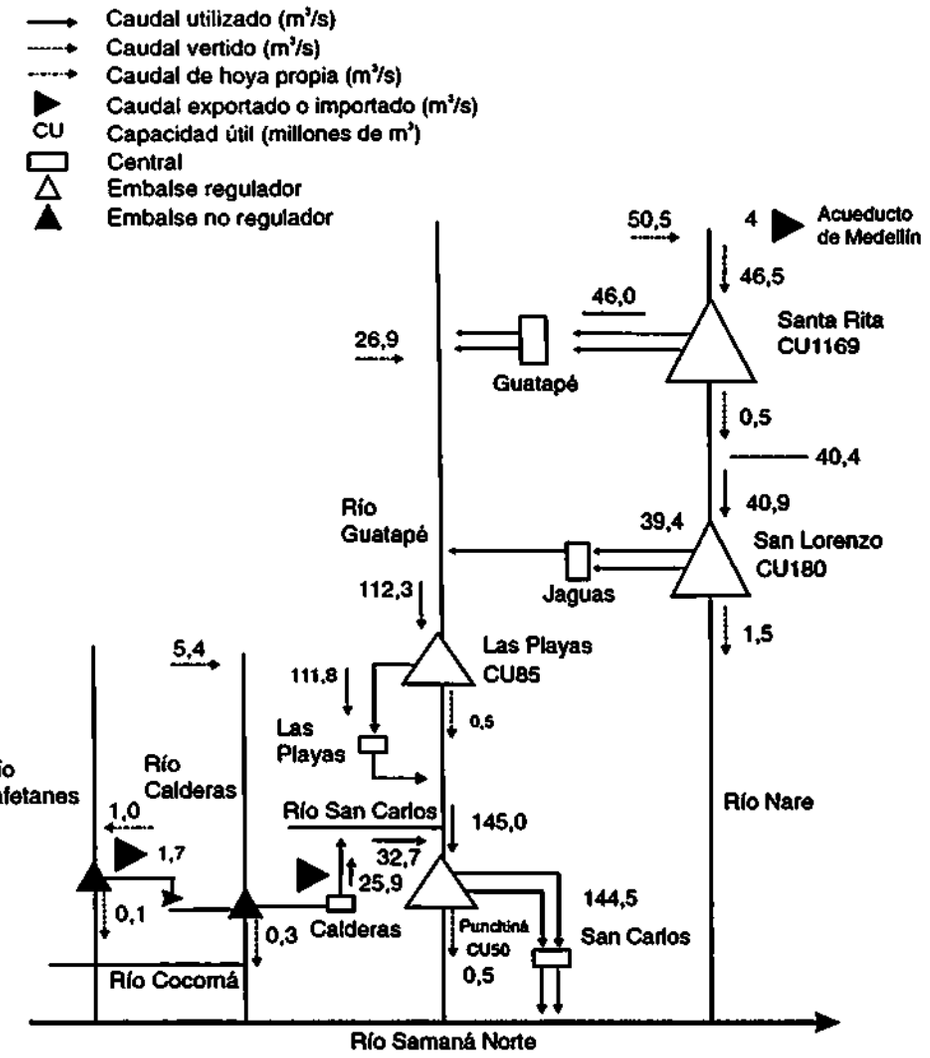


Figura 7.9 Sistema hidroeléctrico Nare-Guatapé; caudales medios.

Fuente: tomada de Isa (1984).

Para Tundisi (1985), el proceso de sucesión temporal y espacial de las comunidades en represas depende de la rapidez de llenado (a mayor velocidad de llenado, menor concentración de inóculos), de la limpieza previa del vaso (previene anoxia hipolimnética), del establecimiento de una zona litoral extensa que amplía el sustrato (e incrementa la posibilidad de llegada de inóculos del perifiton, el ticoplancton y el metafiton a la zona limnética), y de los procesos de colonización originados en la cuenca hidrográfica.

El tiempo de vida de una represa puede calcularse con bastante exactitud, al igual que los procesos evolutivos que ocurren, lo cual está en relación íntima con su situación

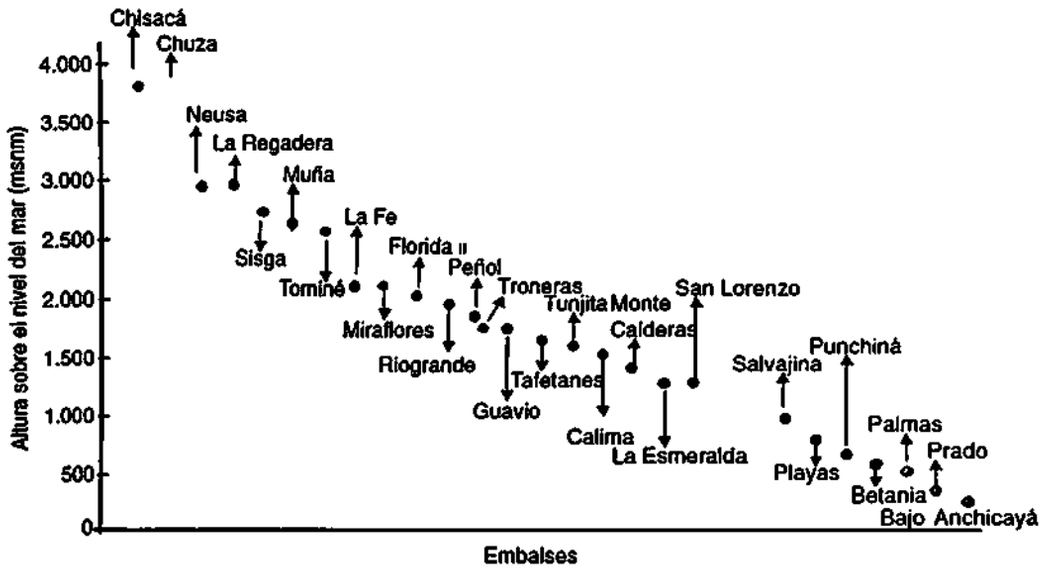


Figura 7.10 Distribución altitudinal de algunos embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

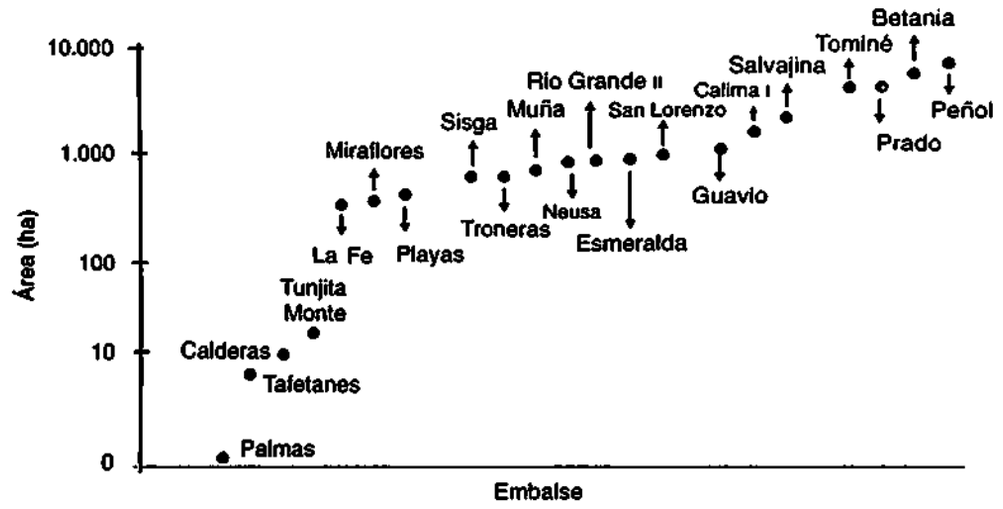


Figura 7.11 Área del espejo de agua de algunos embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

geográfica; su altitud sobre el nivel del mar; la o las cuencas hidrográficas que capta y su contexto diversificado de concentración industrial, económica y poblacional. La entrada y acumulación progresiva de información registra rápidamente las diversas fases bajo la forma de organización y estructura de comunidades, composición química del sedimento y del agua, y acumulación de material contaminante disuelto o movilizado en la cadena alimenticia (Tundisi, 1986).

Las organizaciones vertical y horizontal de los ecosistemas no son independientes y tienen características comunes. El intercambio asimétrico de partículas en suspensión y organismos vivos o muertos a través de cualquier frontera arbitraria, permite distinguir subsistemas o compartimentos con función complementaria. Tal complementariedad es característica de la organización vertical de los ecosistemas acuáticos, fundamentada en la entrada de energía electromagnética en la parte superior y, generalmente, en la acumulación de materiales en compartimentos inferiores, caracterizados por una menor tasa de renovación (Margalef, 1983). Según Tundisi (1985), esos compartimentos constituyen secciones a lo largo del eje longitudinal en que ocurren tiempos de residencia diferentes por unidad de longitud del embalse.

En represas, la salida de materiales de cada compartimento no depende en mayor grado de las entradas, sino de las características y el contenido del propio compartimento. Los gradientes verticales son más acentuados si en las diferentes profundidades se distribuyen corrientes de advección, como resultado de la estratificación producida por la entrada de agua más densa y fría a partir de los afluentes. La multiplicidad de compartimentos interactuando brinda al conjunto propiedades homeostáticas (Margalef, 1983; Imberger, 1985).

Asociado al problema de la compartimentalización se debe considerar que el sistema acuático refleja la tensión recibida por los ecosistemas terrestres de la cuenca de drenaje. El problema de esa tensión o "estrés" que unos ecosistemas pueden ejercer sobre otros, según Margalef (1983), es una noción compleja y se piensa en ella cuando se observa que un ecosistema no evoluciona y se regula totalmente por sus leyes internas, pero sufre presiones de agentes externos al sistema. El sistema "forzado" responde modificando su funcionamiento por medio de la tendencia a minimizar las consecuencias de tal tensión. Esta respuesta puede darse tanto por aceleración de ciertos procesos como por separación de una fracción de materiales en los límites del ecosistema. Pueden ocurrir profundas alteraciones en el "metabolismo" del ecosistema a partir de los usos de la cuenca hidrográfica y de los procesos de alteración de las características ecológicas del embalse cuando este es usado para generación de energía. La entrada, resultante de los usos y trabajo del suelo, debería evitarse mejorando la cobertura vegetal de las márgenes y estimulando el crecimiento controlado de macrofitas en las entradas de los afluentes principales. La presencia de un banco de macrofitas en la cola de los embalses o en los afluentes principales funciona como un filtro adecuado a la entrada de nutrientes a partir de los tributarios (Calijuri y Tundisi, 1990).

Vollenweider (1979) enfatiza la importancia de conocer el área de la cuenca hidrográfica y la carga de fósforo y nitrógeno que entra al embalse. Los resultados de un aumento en el suplemento de nutrientes en los cuerpos de agua, conocidos como *eutrofización artificial o cultural*, por medio de algún tipo de actividad humana, pueden medirse en ecosistemas de agua dulce y particularmente en embalses debido a la respuesta dada por las variables físicas, químicas y biológicas.

Los embalses presentan fronteras al igual que cualquier otro tipo de ecosistema acuático. Una *frontera* es una superficie que une todos aquellos puntos en que tienen su mayor pendiente los gradientes en general. Los ecólogos siempre se han interesado por tales fronteras, ecotonos o ecotonías. Las fronteras bien marcadas resultan de distribuciones opuestas de los gradientes cruzadas a modo de tijera, de factores ambientales diferentes o complementarios, por ejemplo, densidad

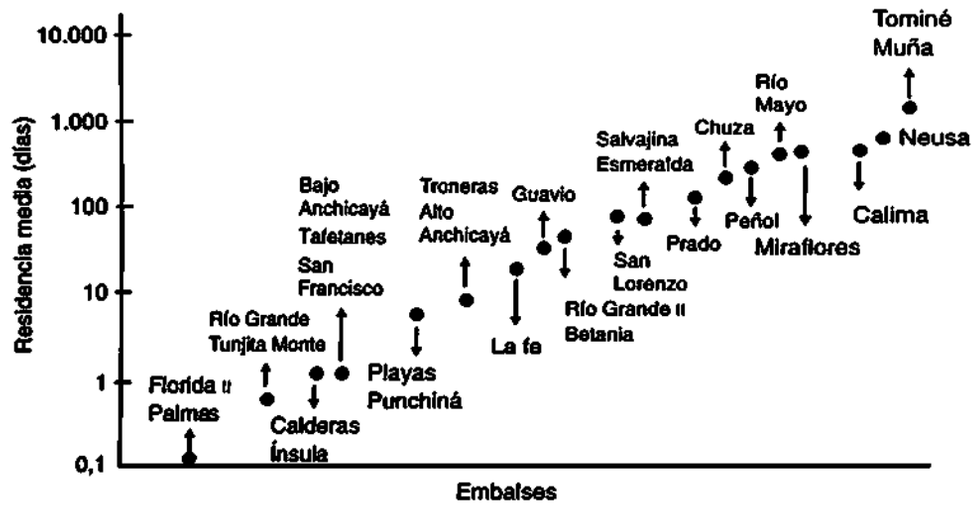


Figura 7.12 Tiempo de residencia en días de los principales embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

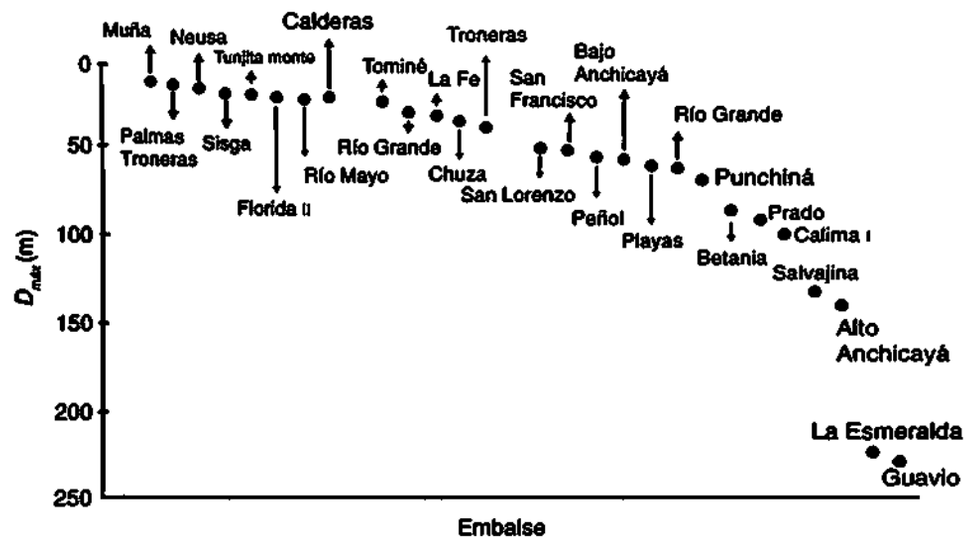


Figura 7.13 Profundidades máximas de algunos embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

y temperatura, oxígeno y CO_2. Los mejores ejemplos en los lagos y embalses se refieren a fronteras a manera de estratos aproximadamente horizontales: los termoclinos, por ejemplo, resultan de la disminución de la energía turbulenta, originada en la superficie al chocar contra la frontera constituida por capas de diferente viscosidad y densidad. El límite inferior en la distribución de las macrofitas en un embalse se asocia con valores precisos de disminución de un gradiente de luz decreciente con un gradiente de presión hidrostática. Los máximos profundos de clorofila resultan de la intersección entre un gradiente vertical decreciente de iluminación, contrastado contra un gradiente opuesto en las concentraciones de fósforo, nitrógeno y sílice.

Otros ejemplos de fronteras activas son las existentes entre el sedimento y el agua, donde pequeños animales desempeñan un papel mecánico notable que estimula el intercambio e introduce heterogeneidades en el plano horizontal. En la margen de las represas ocurren gradientes físicos y químicos acentuados, lo que le confiere el carácter de fronteras tanto a la interfase aire-agua como a la presa misma. Todas las fronteras mencionadas son bien definidas y consideradas lugares bajo tensión donde se realiza trabajo mecánico en el ambiente y donde se manifiesta la tendencia a reducir la extensión de la superficie fronteriza (Margalef, 1991; Tundisi, 1999).

Factores limnológicos en los embalses

Se considera que los factores que influyen en la limnología de los embalses son el sitio donde se localiza la presa con relación al continuo del río y el tiempo de retención. Otras funciones de fuerza son las características climáticas de la región, el ciclo hidrológico, las características técnicas de construcción de la represa (altura de la presa, altura de la toma de agua por las turbinas, número y posición de los vertederos y profundidad máxima en la presa) (Tundisi, 1999).

Localización en el continuo del río: de acuerdo con el concepto del *río continuo* (Vannote *et al.*, 1980) existe un gradiente continuo de condiciones físicas desde la cabecera hasta la boca de los sistemas lóticos no perturbados, que evoca lo que denominó "un continuo de ajustes biológicos" a lo largo del sistema, que comprende la adaptación de las comunidades a la dinámica física de las condiciones circundantes. Esto comprende una sustitución continua de especies tanto en el tiempo como longitudinalmente, durante la cual se establecen comunidades con diferentes patrones de manejo de la energía representada por las entradas de materia orgánica. En general, las comunidades de abajo tienden a ser más eficientes en el uso de las entradas que aquellas localizadas río arriba. Este concepto es una herramienta conceptual válida para el estudio y la comprensión del funcionamiento de los sistemas lóticos poco perturbados y de tamaño pequeño a mediano.

Cuando una represa se construye en algún punto a lo largo de un río se rompe la estructura de este como un sistema continuo. Los efectos del embalsamiento están determinados por su posición en el río, es decir, por el orden de la corriente.

Un embalse localizado en la parte alta del río y sobre un afluente de bajo orden será alimentado por un pequeño arroyo de montaña con flujo, temperatura, cargas de materia orgánica, contenido de sales y plancton con valores y concentraciones bajas, y un conjunto de peces característico de estas condiciones. Existirá una alta lluviosidad, humedad y rangos de insolación, no habrá contaminación antrópica, tendrá una pendiente alta y, por tanto, dicha represa será profunda, oligotrófica y estratificada.

Un embalse situado en la mitad del continuo presentará un flujo medio, una declividad moderada, temperaturas medias, cargas de materia orgánica natural (y antrópica) y sales incrementadas, alguna turbidez, fitoplancton desarrollado y un conjunto de peces que pueden sobrevivir en agua "estancada". La limnología del embalse, en lo referente a estratificación, profundidad y tiempo de retención, dependerá de la morfología del valle (Straškaba *et al.*, 1993).

Los embalses construidos en ríos de tierra baja con poca declividad se caracterizarán por amplias áreas de inundación, extrema variabilidad horizontal, humedales bien desarrollados y áreas extensivas y poco profun-

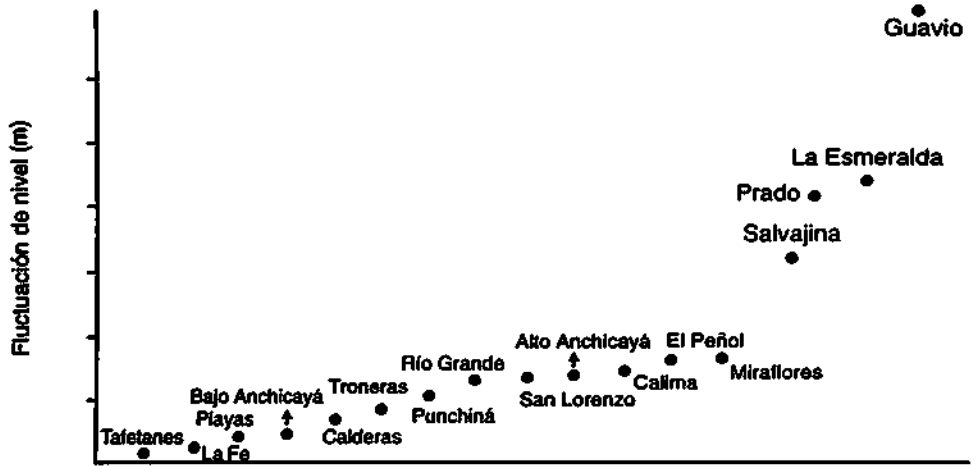


Figura 7.14 Fluctuaciones de nivel de algunos embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

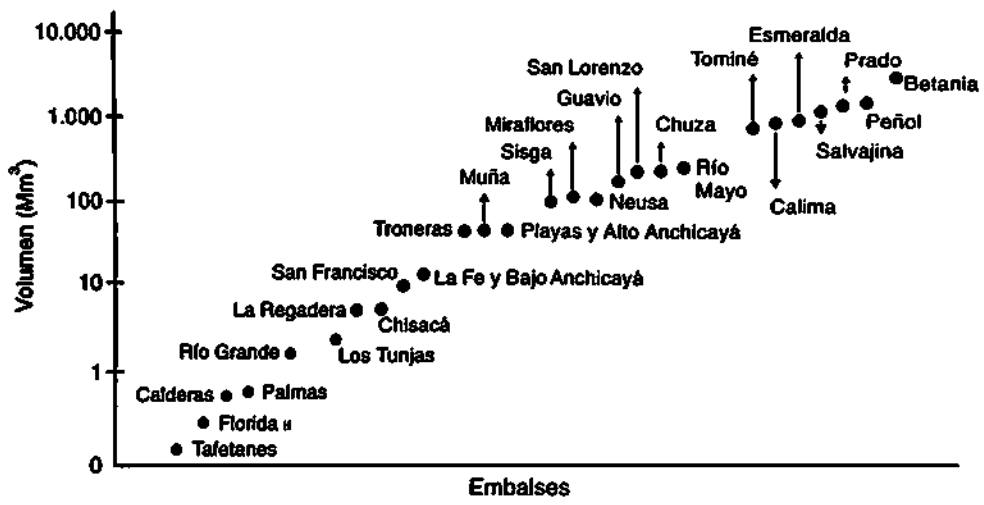


Figura 7.15 Volumen total de algunos embalses aprovechados para generar energía hidroeléctrica en Colombia

das de vegetación riparia. Tal embalse será eutrófico, con altas cargas de materia orgánica natural que probablemente contribuirán a un hipolimnion anóxico. Si el vaso es poco profundo será mezclado y la estratificación se desarrollará únicamente en sitios donde la profundidad exceda aquella hasta donde llega el efecto del viento (Straškaba *et al.*, 1993).

Tiempo de retención: se define teóricamente como:

Tabla 7.3 Efectos producidos por la construcción de embalses

Efectos positivos	*Efectos negativos*
Producción de electricidad	Reubicación de poblaciones
Retención de agua	Emigración de personas hacia la zona de construcción
Creación de sistemas para purificación de agua	Problemas de salud pública
Recreación	Pérdida de especies nativas de peces
Turismo	Pérdida de áreas inundadas
Aumento de las reservas de agua	Pérdida de biodiversidad en los ríos
Navegación y transporte	Barreras para la migración de peces
Aumento de potencial de irrigación	Efectos en la composición química del agua
Reserva de agua para abastecimiento	Disminución del flujo de agua
Aumento de producción de biomasa (pesca y acuicultura)	Aumento de SO_2 y CO_2 en el fondo de embalses estratificados
Regulación de crecientes	Pérdida de valores estéticos
	Pérdida de valores y de referencias culturales
	Pérdida de tierra para la agricultura
	Degradación de la calidad del agua
	Pérdida de monumentos y valores históricos

Fuente: tomada de Straškaba *et al.* (1993).

$$R = V / Q \text{ (en días)},$$

donde:
V es el volumen en m^3 y,
Q, el flujo medio anual en $m^3 d^{-1}$. También se conoce como tiempo de residencia del agua, tiempo de retención hidráulica, tasa de retención o tasa de flujo. Si el tiempo de retención es calculado para intervalos temporales más cortos que un año, es usual indicar el período; por ejemplo, R_{I-IV} para el período enero-abril. Dada la misma geografía, R constituye una importante expresión comparativa entre embalses.

La diferencia entre embalses con diferente R se refleja en su química y biología, así como en los movimientos del agua, la estratificación, la zonación horizontal, la mezcla vertical y los flujos internos.

Cuando R es menor que 10 días, el embalse total puede considerarse como zona de río, con alta homogeneidad en tasas de flujo y en distribución de la temperatura, tanto vertical como horizontalmente (véase figura 7.16*a*).

En un embalse con $10 < R < 100$ aproximadamente se desarrollará estratificación con separación vertical de las capas superficiales mezcladas por el viento, con una mezcla intensiva de los estratos más superficiales y presencia definida de las zonas riberina, de transición y lacustre. En algunos casos, con el incremento de las tasas de entrada de agua se formarán corrientes de densidad que avanzarán en línea recta hasta la profundidad de igual densidad hacia la salida (véase figura 7.16*b*).

En un embalse con R mucho mayor que 100 días se desarrollará una estratificación típica, pero con parcelas de agua transportadas desde las entradas hacia las zonas más profundas, para sustituir los volúmenes de

agua que salen a través de las salidas situadas a esta profundidad (véase figura 7.16*c*) (Straškaba *et al.*, 1993).

Efecto del tiempo de retención (R) en las variables físicas y químicas: en general, a mayor tasa de flujo menor temperatura y menor contenido calórico en el cuerpo de agua, pues tenderá a ser polimíctico. La duración de la estratificación será menos pronunciada y estará más sujeta a variabilidad estocástica en los factores de fuerza, particularmente en lo referente al flujo. Además, los tiempos de retención bajos disminuyen las tasas de sedimentación y la profundidad de la zona fótica. Cuando R se incrementa, la duración de los flujos superficiales y de fondo se reduce, predominan los flujos intermedios, y se atrapan tanto el fósforo total como el ortofosfato provenientes de la sedimentación de las algas. Cuando R es mayor que 30 días, se retiene entre el 70 y el 90% del fósforo en los embalses, mientras que cuando R es menor de 30 días, la retención de este cae a menos del 10% (Straškaba *et al.*, 1993).

Efecto del tiempo de retención (R) sobre la biología acuática: se ha propuesto modelar el fitoplancton como un cultivo continuo: en un cultivo de este tipo, una entrada constante de nutrientes mantiene el crecimiento algal a una tasa que se incrementa con el tiempo de retención por la alta carga de nutrientes, pese a la pérdida de biomasa incrementada por el lavado hidráulico. Esto continúa hasta un cierto valor de R cuando la ganancia de biomasa por crecimiento ya no compensa más las pérdidas por lavado hidráulico. Para Dickman (1969) existe una fuerte correlación estadística entre el aumento del flujo y la reducción de la producción primaria. La variabilidad del tiempo de residencia puede ser aprovechada como forma de control del grado de trofía del embalse y, consecuentemente, de la densidad planctónica. Los trabajos prácticos de Dickman (1969) mostraron que en embalses con bajos tiempos de retención, el fitoplancton estaba conformado por estrategas C con tasas altas de regeneración para compensar las pérdidas por lavado hidromecánico. En los embalses con altos tiempos de residencia, los estrategas serán del tipo S, invirtiendo su energía en crecimiento más que en reproducción para compensar las pérdidas por sedimentación y herbivoría. En general, con base en investigaciones realizadas en embalses checos y australianos, la biomasa fitoplanctónica disminuye cuando R es menor que 30 días,

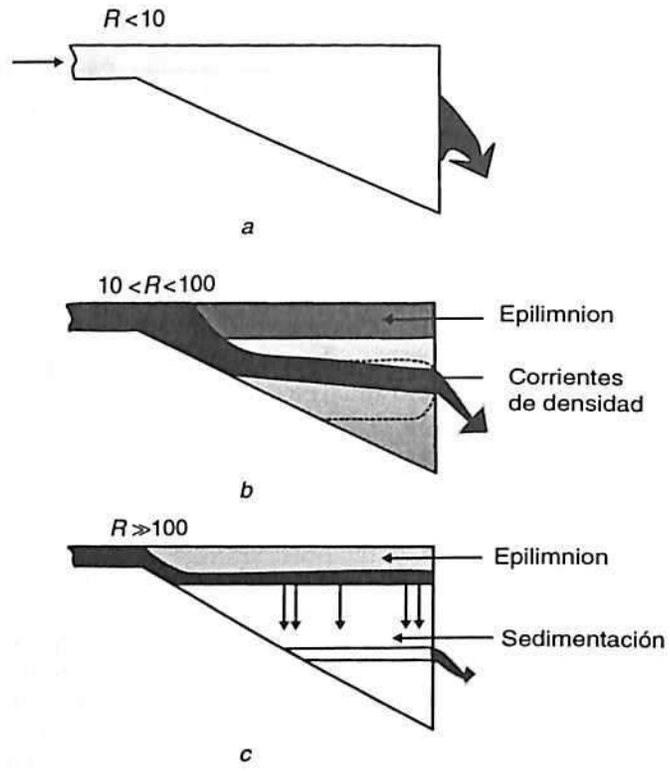


Figura 7.16 Representación del efecto de la variación en el tiempo de residencia en un embalse hipotético. *a.* Tiempo de residencia menor que 10 días; *b.* tiempo de residencia entre 10 y 100 días; *c.* tiempo de residencia de más de 100 días.

a pesar de que existan altas tasas de crecimiento. Esto ocurre por las pérdidas altas ocasionadas por el flujo. La baja producción primaria del fitoplancton, en este caso, se debe a las biomasas disminuidas que pueden no ser completamente compensadas por las altas tasas de crecimiento de las algas.

No existe evidencia clara de la influencia del tiempo de retención en la comunidad zooplanctónica. Se ha sometido a prueba la hipótesis de que la eficiencia en la transferencia de energía del fitoplancton hacia el zooplancton declina a medida que el tiempo de retención se incrementa; sin embargo, esto no ha sido comprobado plenamente. Otras investigaciones sugieren que la tasa de reproducción del zooplancton disminuye con el incremento de R (Straškaba *et al.*, 1993).

Para el bentos, el factor decisivo es la disponibilidad de alimentos proveniente de la deposición de partículas orgánicas, el cual está influenciado por la posición y tamaño de las zonas riberina y transicional que son los lugares de sedimentación del material traido por el río principal. La otra fuente de material sedimentado es la producción epilimnética de algas, también influenciada por R. Debe tenerse en cuenta que en los embalses y lagos tropicales no se espera una densidad alta del bentos a causa de los denominados *efecto estufa* (ocasionado por la alta temperatura que afecta el metabolismo) y *metabolismo en corto-circuito* (reciclaje rápido de materia orgánica) postulados por Ruttner (1974), mediante los cuales el sedimento orgánico proveniente de la superficie llega mineralizado al fondo y no constituye una fuente apropiada de energía para los organismos que allí moran. Según Prat y Rieradevall (1998), la mayor mineralización del agua favorece la presencia de tóxicos por la anoxia reinante, limitando la presencia de organismos macrobentónicos, en especial cuando abundan sulfatos que se transforman en ácido sulfhídrico. De esta forma, el oxígeno y este ácido se convierten, según los autores, en factores clave para una tipología de embalses tropicales, más que en la relación con las características tróficas del lago como la clorofila y el fósforo. Además, dado que en las zonas tropicales la termoclina puede llegar a ser permanente, la deficiencia de oxígeno originada ocasionará la ausencia de fauna profunda a pesar de que el lago sea oligotrófico (Straškaba *et al.*, 1993).

En general, la densidad total del bentos disminuye a medida que aumenta la profundidad, ya que:

> [...] cuanta más profundidad menos fresco llega el material producido en el propio lago (fitoplancton) y por tanto la proporción de material procesado por la vía detrítica aumenta, con lo que se espera que los detritívoros y carnívoros lleguen a ser más importantes (Prat y Rieradevall, 1998).

Efecto de los pulsos en los embalses

Los *pulsos* son cambios súbitos de origen natural o inducido, que afectan cualquier variable física, química o biológica en los embalses. Pueden ser:

De origen natural: que provienen de cambios climáticos como el viento o la lluvia, y pueden producir efectos directos o indirectos. Tales pulsos tienden a ser estacionales y pueden ser frecuentes o infrecuentes, como ocurre con los episodios de viento fuerte o con las lluvias fuera de estación. También se incluyen en este tipo la entrada de tributarios.

Calijuri (1988) demostró una relación clara entre los pulsos de precipitación y la descarga periódica de seston inorgánico, principalmente arcilla. Las altas concentraciones de partículas inorgánicas afectaron el régimen de luz subacuático, de manera que la transparencia disminuyó de 2,0 a 0,3 m en unas pocas horas. Las entradas de seston también pueden llegar a disminuir los efectos de la depredación visual de los peces. Las partículas inorgánicas suspendidas pueden, además, interferir con la química del agua, ya que son sitios de adsorción y desprendimiento de varias sustancias químicas.

De origen artificial: son causados por ma-

nipulación humana de los niveles de agua durante la regulación de los flujos para generación de energía y abastecimiento. También pueden ser frecuentes o infrecuentes. Incluyen abertura de compuertas, fluctuaciones del nivel del agua y movimiento alto de embarcaciones en embalses pequeños.

Infrecuentes: son inducidos por condiciones climáticas que pueden afectar la circulación y la química del agua al introducir corrientes advectivas de los tributarios y causar enriquecimientos a ciertas profundidades (Straškaba *et al.*, 1993).

Cambios repentinos e infrecuentes de temperatura pueden ocurrir corriente abajo e iniciar transformaciones en la estructura térmica del embalse cuando el agua es retirada de profundidades específicas para fines operacionales. Las liberaciones a corto plazo de aguas de baja calidad pueden deteriorar la del agua situada por debajo del punto de liberación en los embalses en cascada.

Estos pulsos infrecuentes pueden provenir del rompimiento de la estratificación vertical por acción del viento que causa cambios en la distribución vertical del oxígeno, los nutrientes y el plancton.

Hidrología e hidráulica de los embalses

El régimen de flujo y la estratificación térmica y química son aspectos de suma importancia que deben tenerse en cuenta en la construcción de los embalses. Las fluctuaciones estacionales de temperatura y el aporte de sedimentos y sólidos disueltos influyen en dicha estratificación. También influye en ella el tiempo de residencia del agua en el embalse, lo que acelera o retarda los procesos de descomposición de la materia orgánica y el aporte de nutrientes. Un embalse con un período de retención hidráulica de 153 días, como el de El Peñol (Antioquia), tiene más probabilidad de una estratificación que lo lleve a un estado de anoxia permanente en el fondo, que uno como el de Punchiná (Antioquia), que solo tiene un período de retención de 6 días (Ramírez *et al.*, 2001). La localización de la salida principal del embalse influye de manera fundamental en la calidad del agua. La figura 7.17 muestra tres distintos tipos de salida del agua de un embalse, clasificadas como *alta, intermedia* y *baja* (Wunderlich y Elder, 1973). Una salida *alta* en un embalse implica el mantenimiento de una capa de agua fría por debajo del nivel de la misma, ya que siempre se estará evacuando el agua superficial más caliente; habrá mayor retención de nutrientes y de materia orgánica en descomposición y tendencia a una anoxia permanente en el fondo, cuya capa será más grande, mientras más profundo sea el embalse.

Un embalse de salida *intermedia* puede ser ideal para efectos multipropósito, ya que el agua evacuada se localiza en un punto en el cual tanto la fotosíntesis como la respiración son bajas; el agua será un poco más caliente, ya que podrá presentarse más mezcla entre la superficie y el fondo, y la capa anóxica se reducirá considerablemente.

El tercer tipo, la salida *baja,* crea condiciones más favorables para el embalse, ya que la retención de sedimentos y nutrientes es menor, pues gran parte de ellos sale permanentemente, la capa anóxica se reduce y tiene la oportunidad de renovarse. Sin embargo, en embalses de una retención hidráulica grande (varios meses o aun años), esto no los beneficia y las salidas *bajas,* aunque garantizan un volumen constante para el movimiento de las turbinas, se estarán alimentando la mayor parte del tiempo con aguas anóxicas y cargadas de hierro disuelto y ácido sulfhídrico, que causan graves problemas en la casa de máquinas y en la salud de los operarios, al igual que serios daños a la fauna aguas abajo.

El tercer modelo de embalse tendrá, igualmente, temperaturas altas, ya que las capas profundas frías están siendo continuamente evacuadas y son reemplazadas por capas superficiales más cálidas.

Tres diseños de ingeniería crean, por tanto, en embalses similares, modelos hidráulicos y ecológicos totalmente diferentes. Para minimizar los problemas citados debe tenerse muy claro el propósito para el cual van a ser construidos.

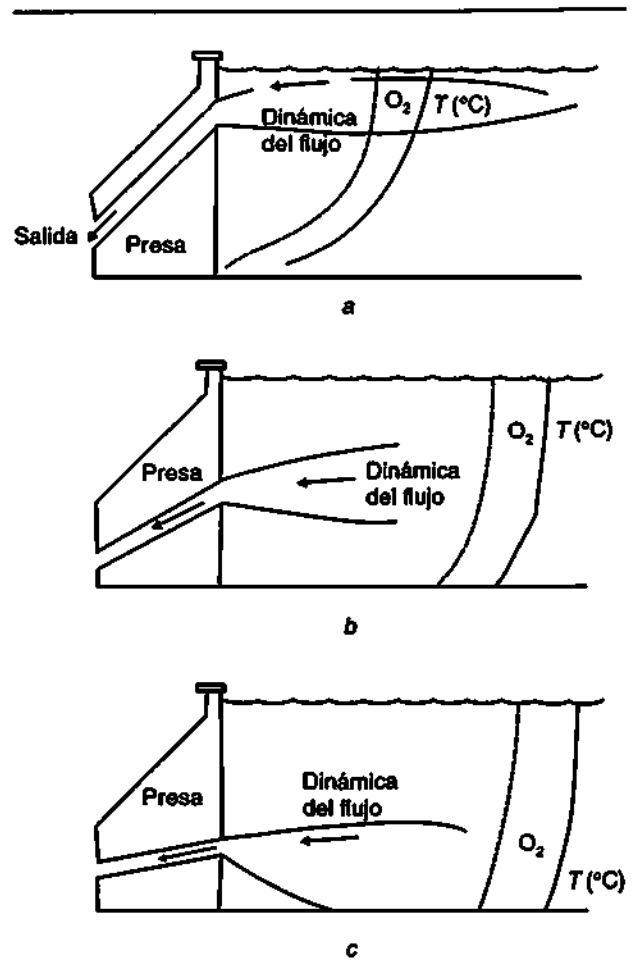


Figura 7.17 Tipos de salida de algunos embalses. *a.* Embalse exportador de calor, de aguas cálidas y pobres en nutrientes, *b.* Embalse con salida media de agua de menor temperatura, *c.* Embalse con salida baja de agua fría con altas concentraciones de nutrientes.

Problemas de sedimentación en los embalses

Todos los embalses tienden a acumular sedimentos, pero la velocidad de colmatación depende de la cantidad de materiales sedimentables que llevan los ríos que los alimentan, del estado de conservación de las cuencas que los rodean y de la intensidad de las lluvias en las regiones. Según Dendy *et al.* (1973), cada año se depositan en los embalses de Estados Unidos 1.235×10^9 m^3. Cálculos similares se han hecho para cientos de embalses en Rusia y Europa.

En el trópico americano poco se conoce al respecto. Pero debido al alto volumen de sedimentos que transportan los ríos colombianos, los diseños de los embalses tropicales normalmente incluyen hasta un 40% de *embalse muerto,* o sea, una capacidad extra para garantizar la vida útil del embalse. En el trópico americano, el arrastre de sedimentos se incrementa por las altas precipitaciones que erosionan los terrenos de fuertes pendientes, normalmente desprovistos de vegetación. La construcción de vías cerca a los embalses es otra fuente apreciable de sedimentos para acelerar su colmatación.

Los sedimentos en los embalses tienden a depositarse de acuerdo con el peso y el tamaño de las partículas. Las más grandes y pesadas se depositan en las colas del embalse, y las más finas lo van haciendo a lo largo del eje en dirección a la presa. Muchos factores afectan los procesos de sedimentación, entre ellos la temperatura, las sales disueltas, la composición química del sedimento, la forma del embalse, el tiempo de retención hidráulica y, desde luego, el estado de conservación de la cuenca.

El sedimento en los embalses afecta la fisicoquímica del agua y especialmente la penetración de la luz, disminuyendo la zona eufótica y, por tanto, la capacidad fotosinté-

tica del embalse. También, cierto tipo de sedimentos atrapa el fósforo soluble, disminuyendo temporalmente la productividad del embalse. Sin embargo, los eventos de anoxia hipolimnética solubilizarán el fósforo contenido en los sedimentos, el cual retornará a la columna de agua; este proceso constituye la denominada *carga interna* de fósforo y otros nutrientes. La continua deposición de sedimentos afecta igualmente los hábitats de los organismos bentónicos y bloquea de esta forma su desarrollo normal.

La carga potencial de fósforo que aporta el sedimento de un embalse como el de La Fe (Antioquia, Colombia) a la masa de agua fue estimada por Vásquez (2004). Esta investigación concluyó que si se clausuraran todas las cargas entrantes al embalse, la carga interna de fósforo desde el sedimento demoraría 9,2 años en estabilizarse.

Los costos de construcción de un embalse son enormes, por lo que su planeación en cuanto a los estimativos de sedimentos potenciales que pueden llegarle son fundamentales. Especialmente en el neotrópico, donde se conjugan una rápida tasa de deforestación y una alta precipitación, los estudios de sedimentación son una condición esencial antes de continuar con las etapas de diseño y construcción.

Interacción entre el embalse y la atmósfera

La atmósfera y sus componentes hidrometeorológicos representan uno de los factores más importantes en la interrelación "aire-agua". El efecto más importante es, sin duda, la evaporación, ya que, por medio de ella, un embalse puede perder un alto porcentaje de su potencial generador si este se construye en un área donde la evaporación sea mayor que la precipitación. Por ello, es muy importante establecer una red de estaciones meteorológicas que registren diariamente los siguientes datos básicos: temperaturas máximas y mínimas del aire, humedad relativa, precipitación pluvial, nubosidad, horas de sol y velocidad y dirección del viento.

Preferiblemente, cuando se va a construir un embalse se debe disponer de datos meteorológicos con, por lo menos, diez años de anterioridad, con el fin de predecir, de la manera más confiable posible, la cantidad de agua que será aportada al embalse anualmente por lluvia. En la construcción del embalse El Peñol (Antioquia) se hicieron cálculos que permitieron predecir un aporte de lluvias al embalse que satisfacían sus requerimientos de agua hasta en un 70%. Efectivamente, la zona de la presa corresponde a un bosque pluvial montano bajo (bp-MB) que, de acuerdo con la clasificación Holdridge (1978), presenta un promedio de precipitación de 7.000 a 8.000 mm de lluvia al año.

Ya que las áreas industrializadas se incrementan y expanden cada vez más, se ha observado cómo partículas y gases del aire contaminado son arrastrados por las lluvias, modificando la química del agua hasta tal punto que la acidificación de los lagos en Europa se ha convertido en un problema que merece la atención de expertos.

También es motivo de controversia el hecho de si los embalses modifican o no el clima local. Existen algunos reportes acerca de cómo la construcción de embalses ha ocasionado leves incrementos de pluviosidad y bajas en el promedio de temperatura en la región. Es obvio que la exposición de una lámina de agua de varios cientos de kilómetros cuadrados aumente la humedad del aire por la evaporación y, por tanto, el potencial de precipitación. Estudios realizados en el embalse Kuybischeu en la Unión Soviética, con un área de 6.500 km^2, demostraron mayor enfriamiento de la atmósfera durante la primavera. Sin embargo, estos datos corresponden a un embalse excepcionalmente grande en área y localizado en zona templada. Para el trópico no existen estudios al respecto, por lo que proyectos de esta naturaleza deberán planificarse teniendo en cuenta las áreas, mucho más pequeñas, en que se realizarán los embalses y la temperatura, que es más o menos constante a lo largo del año. Se espera que con las tecnologías modernas, basadas en radares meteorológicos y satélites, detecten con más confiabilidad los efectos que produzcan los embalses en el clima de una región.

Estratificación en los embalses

Un lago o un embalse se puede estratificar térmica o químicamente. Una *estratificación térmica* se refiere a la formación de dos capas de agua claramente definidas, una caliente superficial y otra fría profunda, divididas por una zona de descenso brusco llamada *termoclino*, con una diferencia de temperaturas que puede ser hasta de 6 u 8 °C entre la superficie y el fondo. La zona superficial recibe el nombre de *epilimnion* y la profunda, *hipolimnion*. Este patrón de estratificación térmica está perfectamente definido en zonas templadas, a causa de la influencia de las estaciones, donde invierno y verano marcan extremos de temperatura.

En el trópico, al igual que en otras latitudes, se han encontrado estratificaciones que se forman durante el día cuando la radiación solar llega a su máximo después del mediodía; pero en la noche, por el enfriamiento de la atmósfera y la acción de los vientos, dichas estratificaciones se rompen.

En los embalses del sudeste de Brasil, localizados sobre la línea del trópico de Capricornio, es decir, aproximadamente entre 23 y 25° latitud sur, se han reportado estratificaciones térmicas más duraderas (Maier, 1985). En esta posición geográfica, los cambios estacionales se presentan con variaciones más amplias de temperatura entre invierno y verano.

Perfiles de temperatura realizados en numerosos embalses de Colombia, localizados la mayoría entre 1.000 y 2.000 msnm, muestran cambios graduales de temperatura de la superficie al fondo (véase figura 7.18). Sin embargo, otros, como La Fe, Río Grande II y Porce II, muestran estratificación térmica duradera.

Independientemente del comportamiento térmico, la estratificación química es frecuente en los embalses tropicales, la cual se hace más marcada cuando la profundidad es mayor y el tiempo de retención hidráulica es muy prolongado. Los embalses en el trópico por lo regular se localizan en zonas intervenidas por el hombre; por ello, están expuestos permanentemente al arrastre de sedimentos, de aguas negras y nutrientes de campos de cultivo, favorecido todo ello por las altas pluviosidades. Embalses con poca circulación acumulan estos materiales en el fondo, donde se descomponen, creando un ambiente anóxico, que puede perdurar por meses o años. Ramírez *et al.* (2001) y Ramírez (1995) encontraron en el embalse de Punchiná (Antioquia), con un período de retención hidráulica de 5,8 días, oxígeno disuelto hasta los 45 m de profundidad a lo largo de 8 meses de estudio y en varios períodos continuos de 24 horas. En cambio, en El Peñol (Antioquia), un embalse con 153 días de retención, el oxígeno comienza a desaparecer entre 12 y 15 m de profundidad y así permanece todo el año en las zonas más profundas.

Márquez y Guillot (1987, 2001), en un estudio hecho en los embalses Calima, Tominé, Neusa y Prado reportaron una circulación y mezcla en Calima y Tominé, regular en Neusa y completa estratificación en Prado. En este último, la estratificación es tanto térmica como química, con anoxia observada durante el tiempo de estudio por debajo de los 8 m en la mayor parte del embalse.

El embalse de Calima (Valle) se caracteriza, en cambio, por estar permanentemente mezclado, por los fuertes vientos que allí se presentan en ciclos diurnos bien definidos. En este embalse se encuentran valores superiores a 5,0 mgL^{-1} de O_2 a 50 m de profundidad (Corporación del Valle del Cauca —CVC—, 1989, datos sin publicar). Muestreos de rutina hechos por la CVC (1988) en el embalse Alto Anchicayá muestran valores de oxígeno disuelto hasta de 3,6 mgL^{-1} a 70 m de profundidad y una diferencia de solo 4,0° C de superficie a fondo, con un cambio brusco de 2,0° C entre la superficie y los 5,0 m (véase figura 7.18).

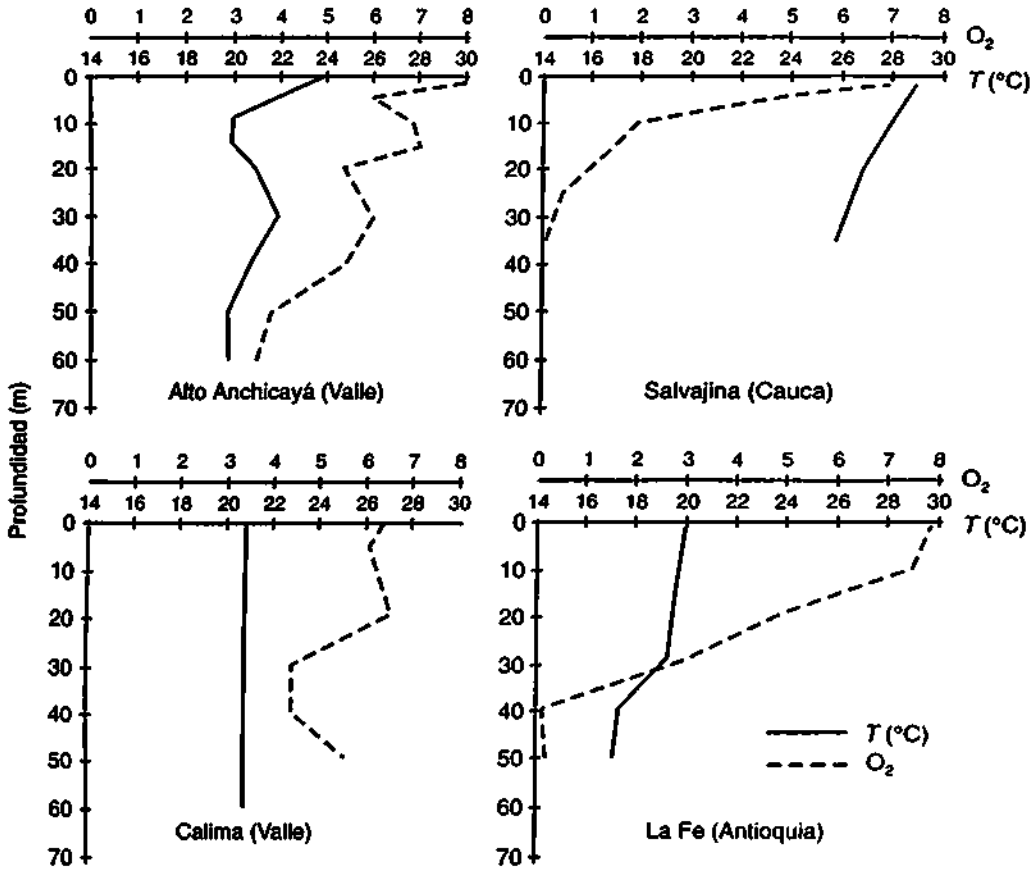


Figura 7.18 Perfiles de temperatura y oxígeno en cuatro embalses colombianos. Alto Anchicayá y Calima muy mezclados; Salvajina y La Fe muy estratificados.

Leentvaar (1973), gracias a su trabajo en el embalse Brokopondo (Surinam), encontró fuertes variaciones en la columna de oxígeno, la cual se mostró muy inestable a lo largo de mediciones durante todo el día. Este tipo de estratificación es duradera en ciertos embalses profundos tropicales, debido a la falta de circulación interna, pues la temperatura nunca baja de 4,0 °C cuando es más densa, fenómeno este que provoca dos períodos de circulación anual en las zonas templadas. Además, en estos embalses por lo regular la acción de los vientos solo alcanza a mezclar las capas superficiales, por lo que la estratificación química tiende a perpetuarse. Un caso clásico es el embalse La Fe, en Antioquia, que presenta el patrón de mezcla conocido como *atelomixis parcial*. Este patrón no es dirigido por el viento, sino por fuerzas convectivas referidas al enfriamiento de las capas superficiales y su posterior aumento de densidad (Barbosa y Padisak, 1995). Como consecuencia, el embalse presenta anoxias hipolimnéticas prolongadas (véase figura 7.19). Según estos autores, la atelomixis es un patrón de mezcla bastante común e ignorado en los lagos y embalses tropicales.

Sin embargo, en lagos poco profundos la circulación es permanente (lagos polimícticos) presentándose solo débiles estratificaciones diurnas que se rompen en la noche (Beadle, 1974).

Además de este problema, si no se remueve la vegetación del área por inundar, esta comienza a descomponerse lentamente, agravando las condiciones de anoxia en el fondo. En el embalse El Peñol tuvo que recurrirse a un sistema de aireación mecánica para mejorar la calidad química del agua en las torres de captación. El agua anóxica cargada de hierro disuelto (Fe^{++}) y ácido sulfhídrico (H_2S) estaba causando graves problemas de corrosión en la casa de máquinas, lo que obligó a la entidad responsable a tomar este tipo de medidas. Medina (1983) hace un amplio análisis de este problema.

Por los ejemplos citados, se puede observar que el comportamiento térmico y químico de los embalses en el trópico no es igual, y que factores como la edad, el área, el volumen, la altura sobre el nivel del mar y el tiempo de retención hidráulica tienen gran influencia en cada caso particular (Ramírez *et al.*, 2001).

Fisicoquímica de los embalses

Las propiedades físicas y químicas de los embalses dependen en gran medida de las características de los ríos y quebradas que los alimentan. El mayor volumen del agua almacenada en un embalse depende fundamentalmente de las corrientes, las cuales llevan disueltas materia orgánica y minerales producto de la erosión del terreno por el cual pasan. Aguas que corren, por ejemplo, por el batolito antioqueño (cuerpo ígneo intrusivo, conformado por cuarzodioritas y granodioritas de la edad Cretácea) son muy pobres en nutrientes, donde es frecuente encontrar valores de conductividad de 8 o 10 µmhos cm^{-1} y de ortofosfatos del orden de 0,001 mgL^{-1}. Numerosos estudios del río Amazonas y sus tributarios han mostrado igualmente gran pobreza de nutrientes en sus aguas (Klinge y Ohle, 1964; Fittkau, 1964; Sioli, 1964; Hill y Rai, 1982; Furch *et al.*, 1982). Rai y Hill (1982) demostraron cómo las características químicas de las lagunas en el Amazonas Central dependían de las características de los ríos que las alimentaban. Lo anterior demuestra que los ríos tropicales, contrario a lo que se piensa, son por lo regular oligotróficos y que el sustento alimenticio para las numerosas especies que soportan es de origen alóctono. Las características fisicoquímicas de los embalses no escapan, por tanto, a esta norma. Los cambios que en ellos se pueden operar son de origen humano, fundamentalmente.

Los embalses, por lo regular, están construidos en zonas ya intervenidas por el hombre y cuyas cuencas hidrográficas en buena parte han sido deforestadas, están habitadas y dedicadas a actividades agrícolas y ganaderas. En una cuenca como esta, sumadas las altas precipitaciones pluviales tropicales, solo puede esperarse un fuerte arrastre de sedimentos y nutrientes que van a modificar las características fisicoquímicas de los embalses.

En los embalses la vegetación inundada durante el proceso de llenado también interviene en la calidad de sus aguas, pues será fuente de descomposición de materia orgánica durante años, en especial en zonas profundas.

Otros factores que desempeñan un papel fundamental en la calidad del agua en los embalses son su forma, edad, profundidad y tiempo de retención. Un embalse con una forma dendrítica, donde se presentan numerosas colas o entradas, está sujeto a que estas últimas, en particular, se eutroficen rápidamente por falta de circulación de agua en ellas. Esto es lo que sucede en el embalse de El Peñol por su naturaleza dendrítica (véase figura 7.20).

Un embalse antiguo tiende a la eutrofia por acumulación paulatina de materia orgánica y mineral con el paso de los años, lo que está muy relacionado con el tiempo de retención; si este último es bajo, acumulará menos materia orgánica y nutrientes que uno de alta retención.

Otro aspecto que debe tenerse en cuenta es que, por lo regular, la composición física y química de un embalse varía drásticamente de la superficie al fondo, lo cual puede provocar una verdadera estratificación química,

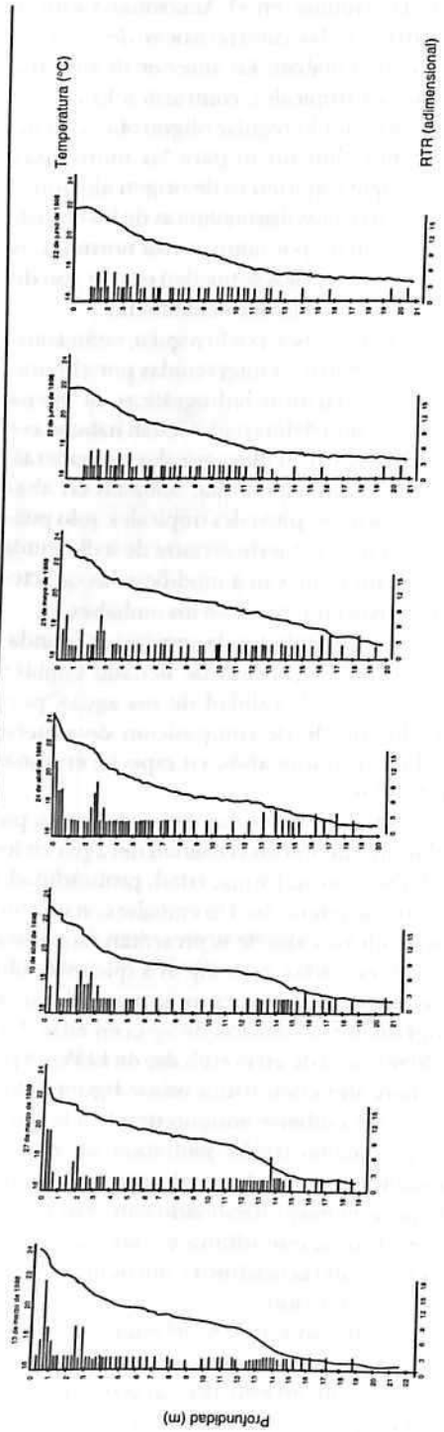


Figura 7.19 Perfiles de temperatura y resistencia termal relativa en el embalse La Fe, Antioquia (Colombia).

dependiendo sobre todo de la profundidad y el tiempo de retención hidráulica. Análisis de la columna de agua de un embalse pueden mostrar regularmente, por ejemplo, alto contenido de oxígeno en su superficie y bajo o nulo en el fondo; pH en la superficie ligeramente neutro o básico y ácido en el fondo; fósforo bajo en la superficie y alto en el fondo; nitrógeno en forma de nitrato, bajo en la superficie, pero nitritos y amoniaco altos en el fondo; el hierro en forma férrica (Fe^{+++}) en la superficie y en forma ferrosa (Fe^{++}) o disuelta en el fondo; ácido sulfhídrico ausente en la superficie y abundante en el fondo cuando este llega a su estado de anoxia.

Estudios realizados en numerosos embalses en el neotrópico han mostrado, por lo regular, valores de pH que fluctúan entre 6,8 y 7,2, bajas alcalinidades, conductividades y durezas, y pobreza de nutrientes. La tabla 7.4 muestra los valores de algunas variables fisicas y químicas de embalses colombianos, brasileños y venezolanos. Estos valores son tomados en la superficie, pero lo curioso es su similitud a pesar de estar localizados en regiones geográficas distantes y diferentes. Se espera que estos valores varíen de superficie a fondo, dependiendo de cómo cambien atributos como área, edad, altura sobre el nivel del mar y tiempo de retención en cada uno de ellos.

Reafirmando lo dicho al iniciar este capítulo, los embalses se convierten en "recolectores de eventos" de una cuenca hidrográfica; por tanto, cada embalse será un caso particular de estudio.

Productividad en los embalses

La producción en los embalses está ligada,

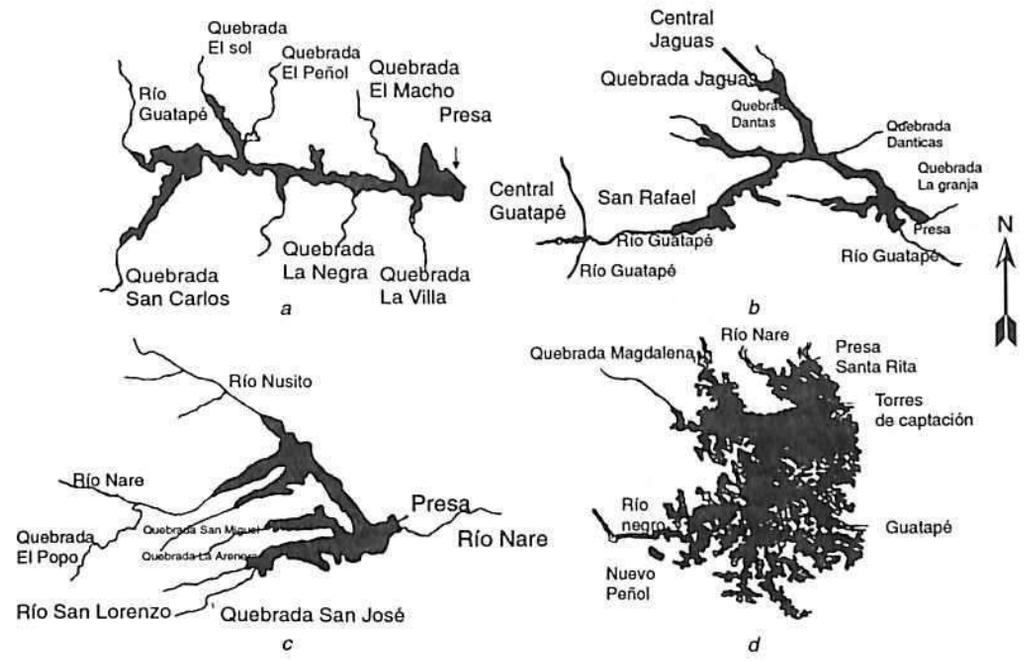


Figura 7.20 Diferentes formas de embalses colombianos y sus principales afluentes. *a.* Embalse Punchiná; *b.* embalse Las Playas; *c.* embalse San Lorenzo; *d.* embalse El Peñol.

Tabla 7.4 Valores medios de algunas variables físicas y químicas tomadas en la superficie de embalses tropicales

País	*Embalse*	*pH*	*Alcalinidad total* (mgL^{-1})	*Dureza total* (mgL^{-1})	*Conductividad* ($\mu s/cm$)	NO_3^- (mgL^{-1})	$SO_4^=$ (mgL^{-1})	$PO_4^=$ (mgL^{-1})
Colombia	Calima (Valle)	6,9	14,0	9,0	72	0,24	13,0	-
	Neusa (Cundinamarca)	6,2	7,0	6,0	68	0,28	102,0	-
	Prado (Tolima)	6,1	8,0	11,0	58	0,21	49,0	-
	Tominé (Cundinamarca)	6,2	6,0	5,0	38	0,13	17,0	-
	San Lorenzo (Antioquia)	7,0	15,0	9,0	30	0,10	-	0,02
	Punchiná (Antioquia)	6,7	15,0	8,0	35	0,14	-	0,02
	Anchicayá (Valle)	6,8	-	-	30	-	-	-
	Salvajina (Cauca)	6,5	14,0	30,0	60	0,07	26,0	0,03
	La Fe (Antioquia)	6,9	10,0	5,0	30	1,2	4,0	0,2
	La Esmeralda (Boyacá)	7,1	20,0	50,0	90	0,4	10,0	0,3
	Miraflores (Antioquia)	7,4	13,0	10,0	14	0,3	-	0,11
	Playas (Antioquia)	6,8	15,0	9,0	35	0,11	-	0,02
	El Peñol (Antioquia)	6,9	15,0	9,0	30	0,02	2,0	0,02
	Muña (Cundinamarca)	6,8	6,9	15,0	-	-	4,2	-
	Riogrande II	6,9	20,0	15,0	50	0,8	3,0	0,02
	Porce II	8,0	80,0	50,0	250	0,9	90,0	0,5
Venezuela	Guri	6,5	10,0	14,0	27	-	-	-
Brasil	Riacho Grande	7,0	18,0	-	15	0,15	-	0,02
	Borba	6,5	17,0	12,0	35	0,2	-	0,02
	Ponte Nova	6,8	14,0	4,0	25	-	2,0	-
	Guarapiranga	6,9	18,0	6,0	45	-	5,0	-
	Itupararanga	7,3	25,0	5,0	35	-	3,5	-
	Juqueri	6,8	30,0	6,0	35	-	2,5	-
	Serraria	7,3	15,0	4,0	25	-	3,5	-

comúnmente, a la cantidad de nutrientes presente en ellos . Por lo general, no se espera alta producción primaria en los embalses, ya que depende básicamente del fitoplancton, el cual tiene limitaciones de reproducción por causa de la pobreza de nutrientes en la superficie, y de la alta turbiedad generalizada en los embalses neotropicales, que a su vez permite visibilidades con el disco Secchi de solo 2 o 3 m en promedio, y en muchos casos de menos de 1 m de profundidad. Sánchez (1976), estudiando cuatro embalses colombianos, encontró que la mayoría presentaba transparencias de menos de 1 m.

Asociada a la producción primaria se halla la clorofila, la cual es una evaluadora rápida de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica. Valores menores que 10 mgL^{-1} se consideran bajos. La tabla 7.5 muestra los valores promedio de clorofila en algunos embalses de Brasil y Colombia, de los cuales 15 del primer país están por debajo de 10 mgL^{-1}. Brasil es el país que más ha trabajado en limnología de embalses tropicales; por tanto, los datos aquí presentados se consideran representativos, aunque dichos embalses se localizan más hacia el trópico de Capricornio que hacia el ecuador.

Tabla 7.5 Valores promedio de clorofila en algunos embalses de Brasil y Colombia

Embalse	*Valor promedio de clorofila (µg/L)*
Pedreira	78,0
Río Piedras	57,0
Riacho Grande	54,0
Itapeva	8,8
Batista	8,8
Serraria	8,4
Funil	8,3
Ponte Nova	8,3
São José	7,7
Aguas Claras	7,0
Parque Ecológico	6,2
Juqueri	6,0
Franca	7,5
Fumac	6,0
Guarapiranga	5,0
Barra Bonita	6,0
Alecrim	3,2
Itupararanga	3,3
Amaní (Caldas)	0,011
Porce II (Antioquia)	11-230 (rango muy amplio; hipereutrofizado)
La Fe (Antioquia)	0,03
Piedras Blancas (Antioquia)	0,02
Río Grande (Antioquia)	0,05
Punchiná (Antioquia)	1,7-11,6 (rango variable)
San Lorenzo (Antioquia)	0,5-12,2 (rango variable

Fuente: tomada de Maier y Takino, 1985; Salas y Martino (1988)

Eutrofización en los embalses

Es un proceso que resulta del aumento de nutrientes, principalmente nitratos y fosfatos, que proporcionan un desarrollo exagerado de fitoplancton y plantas acuáticas. La eutrofización natural ocurre normalmente en cualquier sistema acuático continental o de aguas costeras. Pero este proceso se ve acelerado por las actividades agrícolas y vertimientos industriales y domésticos en los ecosistemas acuáticos. Este proceso ocasiona: *a.* aumento de la producción en términos de biomasa; *b.* disminución de diversidad de especies; *c.* fuertes fluctuaciones de oxígeno disuelto, dióxido de carbono y pH en el ciclo día-noche; *d.* alta demanda bioquímica de oxígeno (DBO) en el fondo; y *e.* aparición de densas masas de algas y vegetación acuática que impiden el paso de la luz, aumentan la materia orgánica en descomposición y llevan al lago o embalse a una "distrofia" o desaparición del mismo. La tabla 7.6 resume las características

Tabla 7.6 Características de una represa o lago oligotrófico y eutrófico

Factor	*Sistema oligotrófico*	*Sistema eutrófico*
Nutrientes	Bajas concentraciones; utilización lenta	Altas concentraciones; utilización rápida
Oxígeno disuelto	Alto, normalmente, de la superficie al fondo; poca fluctuación día-noche	Alto en la superficie y bajo o nulo en el fondo; mucha fluctuación día-noche
Comunidades	Baja biomasa, alta diversidad	Alta biomasa, baja diversidad
Transparencia	Alta; zona eufótica de varios metros de profundidad	Baja; zona eufótica de pocos metros o solo unos pocos centímetros de profundidad
Morfometría	Lagos o embalses profundos poco intervenidos por el hombre; normalmente en altas montañas	Lagos poco profundos; zonas aledañas muy intervenidas por el hombre; normalmente situados en regiones cálidas o templadas
Apariencia	Aguas claras y limpias, sin algas y vegetación acuática	Aguas de color verdoso o amarillento por la presencia de algas y densa vegetación acuática flotante o sumergida

de un lago o represa en estado oligotrófico y eutrófico.

La eutrofización puede servir cuando se trata de aumentar la producción en el cuerpo de agua, pero para los embalses esta constituye el enemigo principal por los problemas que causa en la generación hidroeléctrica, el aumento de costos en el tratamiento de aguas para consumo humano y la disminución de la vida útil del embalse.

La norma más racional es la de "prevenir" la eutrofización en los embalses, pues corregirla es a menudo costoso y difícil, si no imposible.

Sección II

Física y química del agua

8

La energía radiante, la luz y el ecosistema acuático

Antes de iniciar este tema de crucial importancia para la vida sobre la tierra, y en particular, en el agua, es conveniente enfatizar en tres aspectos relacionados con el ecosistema; ellos son: *a.* la naturaleza del ambiente; *b.* las adaptaciones evolutivas de los organismos que en él viven; y *c.* la trayectoria que en él sigue la energía. Como se verá, la temperatura, derivada directamente de la radiación solar, desempeña un papel fundamental en la regulación de numerosos procesos físicos, químicos y biológicos que se llevan a cabo en los ecosistemas acuáticos. Son las plantas verdes y las algas en el agua la puerta de entrada a través de la cual la energía solar se convierte en energía química en los sistemas vivientes y esta, a su vez se transmite por medio de las cadenas alimenticias, para disiparse finalmente en forma de calor. La radiación solar se convierte, por tanto, en la fuente primordial para la vida sobre la tierra.

Se estima que la cantidad de energía solar que recibe la tierra a lo largo del año es de alrededor de $1{,}3 \times 10^{21}$ kcal. Parte de esta energía es reflejada por la superficie y parte es utilizada por las plantas verdes y las algas para fabricar sustancias necesarias para la vida animal y vegetal. La longitud de onda infrarroja proporciona el calor que no solo estimula el metabolismo de los seres vivos, sino que también provoca fenómenos meteorológicos como vientos y lluvias, que ayudan a crear nuevos hábitats y a modificar los existentes.

La radiación solar

El concepto de *luz* es a menudo confuso, pues se interpreta bien sea en términos físicos absolutos, por las reacciones de los receptores visuales a la luz, o por la respuesta de las plantas a la energía lumínica. Para la presente discusión se tendrá en cuenta la perspectiva física de la misma, es decir, como componente de la energía radiante del espectro electromagnético. En este sentido, la luz debe considerarse un ente físico capaz de realizar un trabajo y de ser transfomada de una forma a otra, pero no destruida. Por ejemplo, por medio de la fotosíntesis, la energía radiante se transforma en energía química y esta, a su vez, es convertida por los organismos en energía calórica en los procesos metabólicos.

Para propósitos biológicos, se considera luz al flujo de energía o al flujo de la densidad de cuantos que caen en un área definida. Generalmente, los biólogos terrestres consideran la luz que cae sobre un plato aplanado con un ángulo sólido máximo de 180°; esto se denomina *radiación*. En limnología debe considerarse, además, la radiación hacia abajo y

hacia arriba, la cual se debe a una corriente de luz que incide sobre las caras superior e inferior de una superficie horizontal. Es necesario considerar también el concepto de *radiación escalar,* definido como la integral de la distribución de radiación en un punto, en todas las direcciones a su alrededor; por ello, considera un ángulo de 360°. Por lo anterior, los cuantómetros que miden la atenuación de la luz en el agua poseen una sonda esférica. A veces, como es el caso del plancton, se prefiere más información de radiación escalar que de radiación simplemente. La tecnología para medir radiación escalar es prácticamente la misma que para medir radiación, excepto por el tipo de colector, que es esférico.

La primera celda fotoeléctrica fue desarrollada por Birge y Juday, usada por primera vez en 1912, y se denominó *pirlimnómetro.* Este instrumento medía la radiación que caía sobre una pila térmica, cuyo valor se leía en un galvanómetro.

Unidades: las unidades fotométricas de iluminación más antiguas, como lux, lumen y bujías-pie, son inapropiadas para estudios biológicos, porque se basan en la sensibilidad espectral del ojo humano. Las unidades de radiación se basan en su contenido de energía, el cual se reportaba inicialmente en cal cm^{-2} min^{-1} o langleys min^{-1}(ly = 1 caloría cm^{-2}). En el Sistema internacional (SI) de unidades se usan joules m^{-2} s^{-1}, citado como W m^{-2} o mW cm^{-2}. Actualmente se acepta que los eventos fotoquímicos, entre ellos la fotosíntesis, dependen más de los cuantos individuales que se absorben que de la energía total. Por ello, muchos investigadores prefieren medir cuantos que energía, aunque existen considerables diferencias en la energía entre ellos, aun dentro del espectro visible; por ejemplo, los cuantos del azul contienen más de dos veces la energía de los cuantos del rojo. Los valores son entonces reportados en Einstein m^{-2} s^{-1}, siendo un Einstein (E) igual a $6{,}02 \times 10^{23}$ cuantos o una mol de cuantos; algunos autores prefieren mol m^{-2} s^{-1}, pero la unidad más comúnmente usada para medir el flujo de densidad de los cuantos es µE m^{-2} s^{-1}.

El *espectro electromagnético* se expresa en unidades de frecuencia y longitudes de onda. Por un lado, están los rayos cósmicos de alta frecuencia y de longitud de onda corta (10^{-14} cm), y por el otro, están las ondas de radio y de transmisión de energía de baja frecuencia y de longitudes de onda larga (10^{10} cm). Desde el punto de vista práctico, la radiación solar constituye toda la energía que llega a los sistemas terrestres y acuáticos. Mucha de esta radiación se distribuye fuera de la superficie terrestre. La energía que llega del sol es expresada como la *constante solar,* la cual es equivalente a 1,94 cal cm^{-2} min^{-1} = 136 mWm^{-2}. Alrededor de 65% (1,30 cal cm^{-2} min^{-1} = 88 mWm^{-2}) de esta llega a la superficie terrestre al mediodía de un día despejado con el sol más o menos sobre nuestras cabezas (igual a masa de aire 1), y de este porcentaje, cerca del 45% (2.300 µE m^{-2} s^{-1} = 0,59 cal cm^{-2} min^{-1} = 40 mWm^{-2}) corresponde al espectro visible, que para efectos prácticos puede ser considerado similar a la *radiación fotosintéticamente activa* (RFA o PAR por sus iniciales en inglés). se define como la energía entre 350 y 700 nm (véase figura 8.1). Las plantas usan solo el 1% de esa constante. Sin embargo, la radiación más intensa está entre los 300 y los 1.300 nm. Por debajo de los 380 nm están las longitudes de onda ultravioleta (UV) y por encima de los 780 nm, las longitudes de onda infrarrojas (IR). La reducción considerable de las longitudes de onda en el ultravioleta por el ozono y de las longitudes de onda del infrarrojo por el vapor de agua y el dióxido de carbono ocurre aun en las condiciones más claras. La atmósfera también dispersa una proporción de la radiación, de tal manera que en la superficie terrestre únicamente el 85% de la radiación solar total es radiación directa desde el disco solar, con un 15% como luz del firmamento en el atardecer en un día sin nubes. Esta radiación dispersada contiene principalmente longitudes de onda del azul.

Desde el punto de vista fisiológico, estos límites son un poco imprecisos, pues los espectros de acción para determinadas actividades orgánicas (por ejemplo: visión, fotosíntesis) no son exactamente iguales para todos los organismos, como no lo es el espectro de

Figura 8.1 Longitudes de onda de los espectros de luz visible y de radiación fotosintéticamente activa

absorción de moléculas orgánicas distintas que pertenezcan a un mismo grupo (Margalef, 1983). Las longitudes de onda de los colores del espectro visible están dentro de los rangos que se indican en la tabla 8.1.

La energía de ciertas longitudes de onda es fuertemente absorbida, pues la porción visible del espectro, con un flujo máximo de energía en el azul y el verde (480 nm), constituye apenas una pequeña porción del total de la energía irradiada por el sol. La energía ultravioleta es absorbida por el ozono (O_3) y el oxígeno (O_2), en tanto que las ondas infrarrojas son absorbidas por el vapor de agua, el ozono y el dióxido de carbono (véase figura 8.2). La radiación solar se propaga por medio de paquetes de energía llamados *quanta* (cuantos de energía). Un cuanto de energía de una onda electromagnética se denota fotón. La energía de un cuanto de luz es directamente proporcional a la frecuencia e inversamente proporcional a la longitud de onda, de acuerdo con la ley de Planck:

Tabla 8.1 Rango de longitud de onda de los colores del espectro visible

Color	*Longitud de onda (nm)*
Violeta	400-424
Azul	424-491
Verde	491-550
Amarillo	550-585
Naranja	585-647
Rojo	647-740

$$E = h\nu,$$

donde:

E es la energía del fotón (ergios);

h, la constante de Planck ($6{,}63 \times 10^{-27}$ ergios-segundo);

ν es la frecuencia de la radiación (ciclos por segundo).

La *longitud de onda* (λ) se define como la distancia lineal entre las crestas adyacentes de las ondas y es igual, en centímetros, a la velocidad de la luz (c) dividida por la frecuencia (ν) en ciclos por segundo (CPS):

$$\lambda = c / \nu.$$

La *frecuencia* de una onda luminosa es el cociente entre la velocidad de la luz y la longitud de onda. La longitud de onda es un parámetro para medir cualquier movimiento periódico de onda, no solo de la luz, sino también del agua.

En esencia, las longitudes de onda más cortas (UV) actúan con gran energía y son capaces de ionizar átomos y perturbar moléculas de la materia viva. En cambio, las radiaciones de longitud de onda más larga (IR) inducen a la agitación térmica, calentando los estratos superiores de los lagos. Por su parte, las longitudes de onda dentro del rango visible poseen fotones que pueden ser absorbidos y la energía así captada constituye la base energética de la vida a escala molecular. La vida responde, por tanto, a la energía cuántica de los fotones a frecuencias específicas. La fotosíntesis se inicia cuando la energía de un fotón excita un solo electrón de una molécula de clorofila.

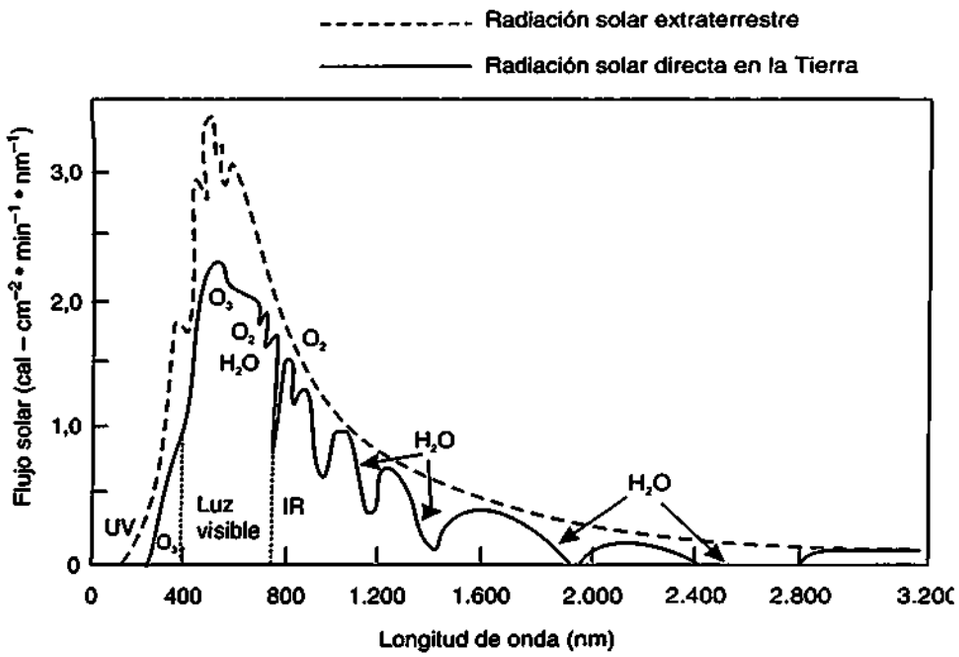


Figura 8.2 Radiación solar extraterrestre y la que cae directamente sobre la Tierra; se muestran las principales bandas de absorción de oxígeno, ozono y vapor de agua.

Fuente: tomada de Wetzel (1983).

Distribución de la radiación solar

Se calcula un promedio de 1,5 cal cm^{-2} min^{-1} de radiación incidente sobre la superficie de la Tierra a nivel del mar. Este valor es comparable a la *constante solar* de 1,94 cal cm^{-2} min^{-1}, estimada como la radiación recibida en la superficie exterior de la atmósfera de la Tierra. Si esta cantidad de energía fuera utilizada por las plantas con un 100% de eficiencia, se producirían 325 toneladas (ton) de material vegetal por kilómetro cuadrado cada hora (Cole, 1983).

Por lo anterior, se considera que aproximadamente un 15% de la radiación solar es absorbida en la atmósfera y un 85% reflejada, principalmente a causa de la humedad atmosférica. Quizá solo el 1% es utilizada en procesos fotosintéticos. No toda la luz recibida por un cuerpo de agua entra a ella, pues una porción cada vez mayor es reflejada mientras el ángulo de incidencia más se aleje de la perpendicular. Por ejemplo, con un ángulo de incidencia de 60° se refleja solo el 6% y con uno de 80°, el 34,8% (Ruttner, 1975). La reflexión de la luz es, por tanto, menor en los trópicos y mayor a medida que se va alejando hacia los polos.

Desde el punto de vista limnológico, solo es importante la luz que penetra en el agua, la cual está afectada por la latitud, la altitud, la época del año (estaciones en zonas templadas), la hora del día y las condiciones climáticas. La figura 8.3 muestra la variación de la cantidad de energía recibida por la superficie de la Tierra a diferentes latitudes a lo largo del año. En el polo, a 90° de latitud, solo hay energía disponible durante 2 o 3 meses

al año; a 45° esta puede ser de 6 a 8 meses, y a 0° (Ecuador) hay energía disponible durante todo el año, pero su intensidad depende de la altura sobre el nivel del mar.

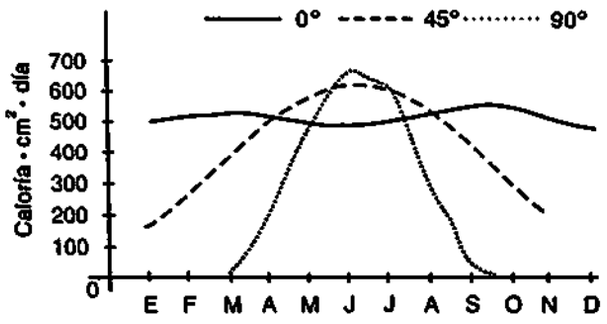


Figura 8.3 Total de energía recibida de la radiación solar directa en el quinto día de cada mes a nivel del mar en el Ecuador (0°) y en las latitudes de 45° y 90°

Fuente: tomada de Reid (1966).

De la cantidad de luz que llega a la interfase aire-agua, una parte es reflejada y la otra penetra. La cantidad de energía reflejada depende del ángulo de incidencia de la radiación sobre el agua, principalmente de la topografía y de las condiciones de la superficie del agua (plana u ondulada), que depende, a su vez, de las condiciones meteorológicas (véase figura 8.4). La porción que queda pasa a través de la columna de agua y sufre otros dos procesos: absorción y dispersión. Sin embargo, la primera alteración que sufre la radiación al penetrar al agua es el cambio de dirección, a causa principalmente de la refracción por su reducción de velocidad al penetrar a un medio más denso (véase figura 8.4).

La *absorción* implica conversión de energía lumínica en energía química (en la fotosíntesis) y en calor. Esta última depende de la absorción diferencial de las longitudes de onda del espectro lumínico. Es medida por el coeficiente de absorción vertical, el cual cuantifica la absorción del agua, más la absorción por sustancias disueltas, más la absorción por organismos clorofilados, más la absorción por detritos particulados diferentes a los fotosintéticos.

La absorción es un proceso exponencial selectivo. En agua destilada (donde el porcentaje de absorción depende exclusivamente del agua), el porcentaje de absorción es muy alto en la región del infrarrojo, el rojo y el naranja en los primeros metros del lago; por ello, se dice que es diferencial. De las longitudes de onda restantes, la absorción es mayor en el azul. Estas relaciones de absorción se expresan gráficamente en la figura 8.5. Por lo regular, cerca del 53% del total de la energía lumínica se transforma en calor en el primer metro (Wetzel, 1983, 2001).

Se ha demostrado que en el agua pura, a una profundidad de 70 m, la intensidad original de la luz azul se reduce en 70%, la amarilla muestra solo el 6% de transmisión por debajo de 70 m. Las longitudes de onda más largas (rojo y naranja) y las más cortas (violeta y ultravioleta) se reducen más rápidamente que las longitudes del rango medio (azul, verde y amarillo) (véase figura 8.6*a*) (Reid, 1966).

La absorción por sustancias húmicas disueltas se lleva a cabo especialmente en la región al final del azul (véase figura 8.6*b*). Los organismos clorofilados lo hacen principalmente en el azul y el rojo. Los demás detritos orgánicos e inorgánicos particulados y disueltos absorben, en términos generales, como las sustancias húmicas, es decir, baja absorción en el rojo y aumento de la absorción a medida que disminuye la longitud de onda (hacia el azul y el violeta) (Esteves, 1998) (véase figura 8.7).

La *dispersión*, a diferencia de la absorción, es un cambio en la dirección de la luz, sin pérdida de energía. Este proceso tiene dos componentes: la dispersión producida por el agua pura o destilada y la producida por las partículas suspendidas. La dispersión debida a suspensoides es función de la cantidad y el tipo de los mismos. En general, las partículas

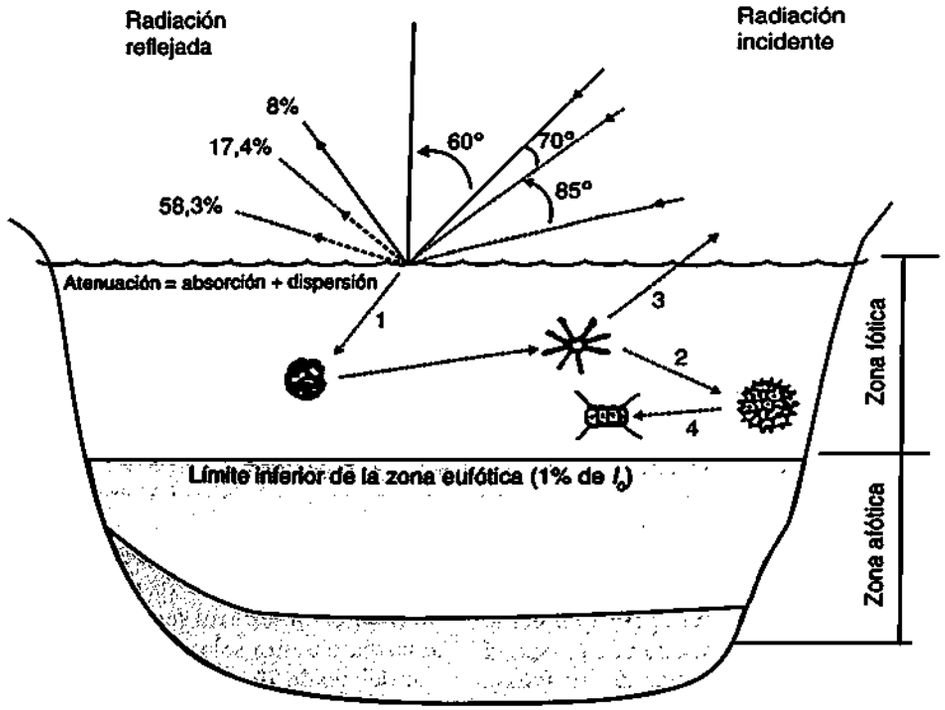


Figura 8.4 Atenuación de luz incidente al penetrar en la columna de agua

Fuente: tomada de Esteves (1998).

más pequeñas que la longitud de onda de la luz son más efectivas en dispersar luz azul que roja. Las partículas mayores dispersan más la luz roja.

La combinación de ambos procesos (absorción + dispersión) origina la denominada *atenuación de la luz en el agua* y se ajusta a la ley de Lambert-Beer, que aunque inicialmente fue propuesta para medios homogéneos, describe también la atenuación de energía lumínica a medida que pasa a través de un medio natural, no homogéneo. Se expresa como una ecuación exponencial negativa:

$$I_D = I_o e^{-DZ}.$$

donde:

I_D es la medida de la intensidad de luz incidente a profundidad D.

I_o es la intensidad original de la luz incidente.

e, la base del logaritmo natural (2,718).

K es el coeficiente de atenuación vertical de luz. Incluye la atenuación de la luz en todas las longitudes de onda.

En el caso de I_o debe considerarse que se refiere a la luz que efectivamente penetra; es decir, aquella que queda por debajo de la interfase aire agua, en los primeros milímetros, después de haber estado sometida a las pérdidas respectivas. Para distinguirla de I_o, esta cantidad de luz se ha designado como $I_{o'}$. Por ello, la ecuación debe ser reescrita como:

$$I_D = I_{o'} e^{-KD},$$

$$I_{o'} = I_o - I_{albedo},$$

donde:

I_{albedo} es la intensidad de luz reflejada.

Estas ecuaciones muestran que la luz que penetra hasta la profundidad D es un proceso exponencial negativo que depende de la cantidad de luz que incide en la superficie ($I_{o'}$), la atenuación de la misma (K) y la profundidad (D) (véase figura 8.8). Para el caso de la distancia Secchi, representada como D_{sd}, algunos autores estiman que se alcanza aproximadamente al 10%$I_{o'}$ (es decir, 0,1 $I_{o'}$) (Carlson 1977); para otros, como Lorenzen (1978), es equivalente a 0,2 $I_{o'}$.

Dado que el valor de K depende de cada cuerpo de agua, una forma más correcta de obtenerlo es a partir de un perfil de atenuación de luz en la columna de agua. Para ello se usan fotoceldas (cuantómetros, hidrofotómetros o radiómetros) que miden la penetración de la luz en el agua y su atenuación con la profundidad. La curva obtenida es también exponencial negativa. Transformando logarítmicamente ambos lados la ecuación de Lambert-Beer se obtiene una recta cuya pendiente es K (véase figura 8.9). Las unidades de K son m^{-1}, y muestran que se trata de un proceso en el cual se pierde una unidad de luz por cada metro de profundidad. La ecuación para despejar K es:

$$K = (\ln I_{o'} - \ln I_D) / D.$$

De la misma manera puede despejarse D:

$$D = (\ln I_{o'} - \ln I_D) / K.$$

Cuando se tienen varias medidas de K para un cuerpo de agua, un valor único puede deducirse a partir de la regresión $D_{sd}^{-1} = mK \pm b$, siendo m el coeficiente de atenuación y b el intercepto de la recta de regresión sobre el eje y que representa el valor de $I_{o'}$.

Para obtener un valor de K a partir de la distancia Secchi, Weinberg (1976) recomienda la ecuación:

$$K = 2{,}6 / (D_{sd} + 2{,}5) - 0{,}048.$$

Puede obtenerse también utilizando la forma propuesta por Poole y Atkins (1929), que es la más usada hasta hoy:

$$K = 1{,}7 / D_{sd}.$$

Vale la pena mencionar que la ecuación de Poole y Atkins fue obtenida para canales en territorio de Inglaterra, por lo que su validez no es universal. Prueba de ello es que el coeficiente 1,7 ha sido sustituido por otros valores, entre los que figuran 1,24, 1,39, 1,49 y 4,80.

En la expresión $I_D = I_{o'} e^{-KD}$, la atenuación de la luz depende solo de D, es decir, de la profundidad, pero existen otros materiales que también la atenúan. Por ello, un K total

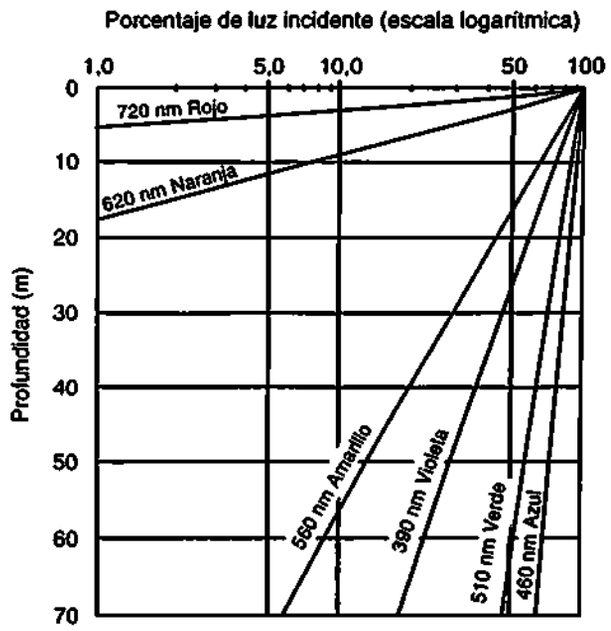


Figura 8.5 Absorción de la radiación de diferentes longitudes de onda en un lago hipotético de agua destilada

(K_t) es la sumatoria de los distintos K debidos a estos diferentes factores, cada uno de los cuales es un coeficiente parcial:

$$K_t = K_w + K_{cl.a} + K_p.$$

K_w representa el coeficiente de atenuación debido al agua y al material disuelto en ella. Este coeficiente es alto en lagos coloreados; sin embargo, para muchos autores es despreciable. Si el valor de K_w es considerable, el lago se presentará como si tuviera una eutrofia alta, aunque su biomasa algal sea baja. Los valores correspondientes a K_w y K_p no pueden evaluarse con el disco Secchi. K_p es el coeficiente de atenuación para material particulado y $K_{cl.a}$ corresponde al coeficiente de atenuación debido al material algal. Consecuentemente:

$$I_D = I_{o'}e^{-K_w} + I_{o'}e^{-K_{cl.a}} + I_{o'}e^{-K_p}.$$

Modificando un poco la ecuación, $D = [\ln(I_{o'} / I_D)](1{,}7 / D_{sd})$ (usando el ya mencionado coeficiente de Poole y Atkins, 1929) puede hallarse el factor por el cual hay que multiplicar la transparencia para encontrar la profundidad a la cual se atenúa una cantidad x de luz que penetra el agua.

$$D = \{[\ln(I_{o'} / I_D)]\, D_{sd}\} / 1{,}7 = 0{,}58\, D_{sd}\, [l_n(I_{o'} / I_D)].$$

Ejercicio 8.1 Obtener el factor por el que hay que multiplicar la transparencia para encontrar la D a la cual se atenúa el 99% de $I_{o'}$.

$D = -[\ln(I_{o'} / I_D)]\, (D_{sd} / 1{,}7)$;

$I_{o'} = 100\% = 1$;

$I_D = 1\% = 0{,}01$,

entonces:

$$D = -[\ln(100 / 1)]\, (D_{sd}\, (1{,}7) =$$

$$-[\ln(100)]\, (D_{sd} / 1{,}7) =$$

$$-(4{,}6)(D_{sd} / 1{,}7) = 2{,}70 D_{sd}.$$

El factor es 2,70 para hallar la profundidad a la cual se extingue el 99% $I_{o'}$, siempre y cuando se use el coeficiente de Poole y Atkins (1929), y queda el 1% $I_{o'}$. Otros valores se encuentran en la tabla 8.2.

Si se cambia 1,7 por otro de los coeficientes propuestos, los resultados se modifican sustancialmente; por ejemplo, para 0,01 y usando el coeficiente 1,49, entonces $D_{1\%} I_{o'} = 3{,}08\, D_{sd}$; si se usa 4,80, el resultado sería $D_{1\%} I_{o'} = 0{,}95\, D_{sd}$.

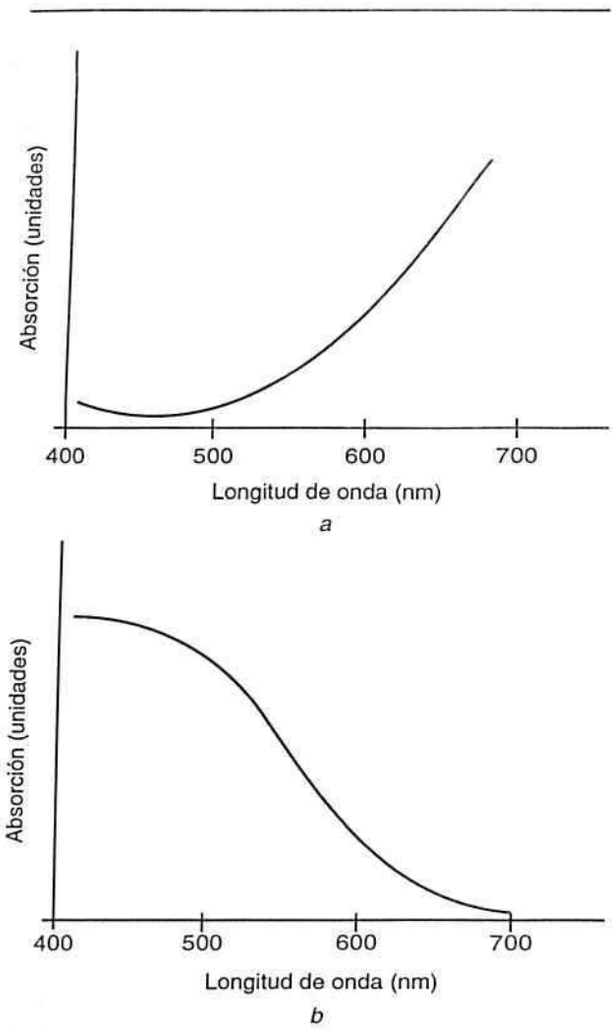


Figura 8.6 Espectros de absorción. *a.* Agua destilada; *b.* ácidos húmicos.

Ejercicio 8.2 Hallar la profundidad a la que la intensidad luminosa (I_D) es el 80% de la incidente ($I_{o'}$).

$D = -\ln(I_{o'} / I_D) / K =$

$-(\ln 80 - \ln 1) / K =$

$-(0{,}22) / K = (0{,}22) / (D_{sd} / 1{,}7).$

$D = 0{,}13\, D_{sd}$

El valor de K es mayor en la región litoral que en la limnética, donde la atenuación es ejercida básicamente por el fitoplancton y el bacterioplancton. El zooplancton, por su pigmentación reducida, afecta poco el valor de K, a menos que se trate de organismos pigmentados, como *Boeckella* (Esteves, 1998).

Howard-Williams y Vincent (1984, citado en Esteves, 1998), a partir de mediciones efectuadas en 34 lagos de condiciones diferentes, registran los siguientes valores medios de K, usando el coeficiente 1,7 de Poole y Atkins (1929): para lagos oligotróficos 0,19 m^{-1}, en los mesotróficos 0,53 m^{-1}, en los eutróficos 1,86 m^{-1}, en los ricos en sustancias húmicas 2,51 m^{-1}, y en los turbios varía entre 6,70 y 10,00 m^{-1}.

La transparencia es una medida de gran valor en limnología, de tal magnitud, que sin importar el tipo de fotocelda que se posea, en toda excursión limnológica siempre el *disco Secchi* es una de las herramientas que nunca falta. Este disco se denomina así en honor al oceanógrafo italiano P. A. Secchi, quien lo usó por primera vez en 1865. Los discos usados en limnología constan de un plato metálico con un tamaño estándar de 20 cm de diámetro, usualmente blanco o dividido en cuatro franjas, dos de color negro y dos de color blanco, alternadas para facilitar su visibilidad. El disco está sujeto al centro por una cuerda graduada en centímetros. Para su uso, simplemente se introduce en el agua y se deja caer hacia el fondo hasta que el observador lo pierda de vista y luego lo sube hasta que reaparezca. La distancia a la cual aparece de nuevo a la vista del observador se conoce como *transparencia* o *distancia Secchi*, expresada en metros. Las mejores horas para hacer estas observacio-

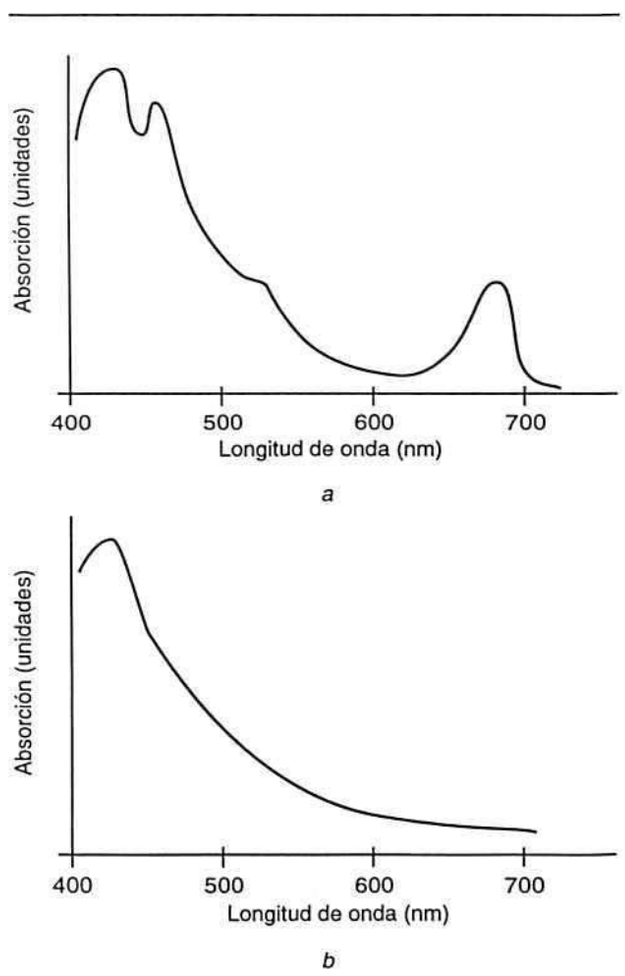


Figura 8.7 Espectros de absorción. *a.* Algas; *b.* detritos en suspensión.

nes son entre 10 a. m. y 2 p. m., desde el lado sombreado del bote. La exactitud de la medida depende de varios factores, entre ellos: la agudeza visual del observador, las sombras en el agua, el clima y las condiciones de reflexión de la pintura que posea el disco (Cole, 1983) (véase figura 8.10).

El disco Secchi brinda, en realidad, la sumatoria de dos coeficientes de pérdida que no pueden separarse sin el uso de otro instrumento óptico que mida bien sea la atenuación o la absorción únicamente. En algunos casos la dispersión es tan pequeña, que la absorción es la causa primaria de la atenuación. Por ello, tanto para absorción como para dispersión, no solo debe medirse la cantidad de luz perdida, sino que se debe conocer a qué longitud de onda corresponde. Ello porque la absorción y la dispersión están tan relacionadas con la longitud de onda, que a menos que este parámetro se especifique, los datos obtenidos no tienen mucho sentido.

Los lagos oligotróficos poseen, por lo general, transparencias altas. Existen datos hasta de 40 m, como el caso de los lagos Crater y Tahoe en los Estados Unidos; el lago Cristal en Wisconsin, uno de los más claros de que se tenga información, ha presentado un promedio de transparencia de 15 m. En el trópico, lagos de alta montaña de origen volcánico o glaciar presentan transparencias similares a las del lago Cristal. Así, las lagunas de La Tota y La Cocha en Colombia, presentan transparencias de 11 y 13 m respectivamente. En cambio, los embalses y las ciénagas tropicales, sometidos por lo regular a altas precipitaciones, arrastre de sedimentos y altas productividades presentan, por lo regular, transparencias que varían de pocos centímetros a dos o tres metros. En las épocas de lluvia, la transparencia se reduce y en la sequía aumenta, disminuyendo o doblando los valores antes citados.

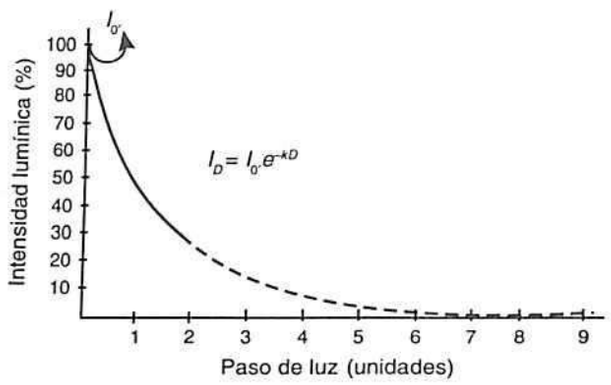


Figura 8.8 Atenuación exponencial de la radiación superficial (I_{0^-}) con la profundidad

Tabla 8.2 Factores por multiplicar la transparencia para hallar la profundidad de extinción de la luz que penetra un cuerpo de agua

I_D / I_{0^-}	Factor $\times D_{sd}$
1% = 0,001	2,71 $\times D_{SD}$
10% = 0,10	1,35 $\times D_{SD}$
25% = 0,25	0,82 $\times D_{SD}$
50% = 0,50	0,41 $\times D_{SD}$
99% = 0,99	0,0059 $\times D_{SD}$

El disco Secchi también se puede usar para estimar el contenido de clorofila de la comunidad fitoplanctónica. Para ello, se debe probar inicialmente que la disminución de la transparencia se debe efectivamente al fitoplancton y no a otro tipo de material particulado o disuelto en el agua. Debe recordarse, además, que la transparencia es muy sensible a bajas concentraciones de biomasa fitoplanctónica (evaluada como concentración de clorofila *a*), pero es insensible a concentraciones de clorofila mayores de 30 mgm^{-3}, perdiendo entonces resolución donde más se requiere, es decir, donde hay mayor concentración de algas. La transparencia es, además, disminuida principalmente por partículas pequeñas (Carlson, 1977; Cole, 1983). Es también muy sensible al coeficiente de atenuación del agua; por ello, lagos con altos valores de esta

variable pueden ser tomados como eutróficos, cuando en verdad tienen bajas concentraciones de clorofila *a*.

Si se duplica el número de células algales, con la biomasa y la concentración de clorofila por célula permaneciendo constantes, entonces la transparencia disminuye, ya que las pequeñas células en conjunto tienen mayor superficie para dispersar mayor cantidad de luz, lo que disminuirá la penetración de la misma y, con ello, la transparencia (Cole, 1983). Talling *et al.* (1973) afirman, además, que los valores de clorofila *a* activa raramente exceden 70 mgm^{-3}, ya que la mayoría de la luz incidente es absorbida en el primer metro de agua, limitando así la capacidad fotosintética de la comunidad. Sin embargo, al tratar dicha limitación, debe tenerse en cuenta el tamaño de las algas presentes, ya que el disco Secchi es sensible al número de partículas que absorben y dispersan la luz. Dicha sensibilidad es mayor ante algas pequeñas, las cuales absorben y dispersan más luz. Como un ejemplo práctico de estas aseveraciones, en la laguna del Parque Norte, el organismo dominante es el alga verde colonial *Botryococcus braunii*, cuyo tamaño es bastante grande; por tanto, no puede pensarse que su efecto en la dispersión de la luz sea considerable, lo cual es corroborado por los valores medios relativamente altos de transparencia (0,89 m en una columna de agua de 1,60 m aproximadamente, coeficiente de variación, CV = 7,3%, $n = 24$) (Ramírez y Alcaraz, 2002). La situación presentada en este sistema concuerda con la encontrada por Edmonson (1980) en el lago Washington. En este lago se registraron valores altos de transparencia y de clorofila cuando el fitoplancton estaba dominado por colonias grandes de *Anabaena* y *Aphanizomenon*, las cuales no limitaban la penetración de luz como se esperaba.

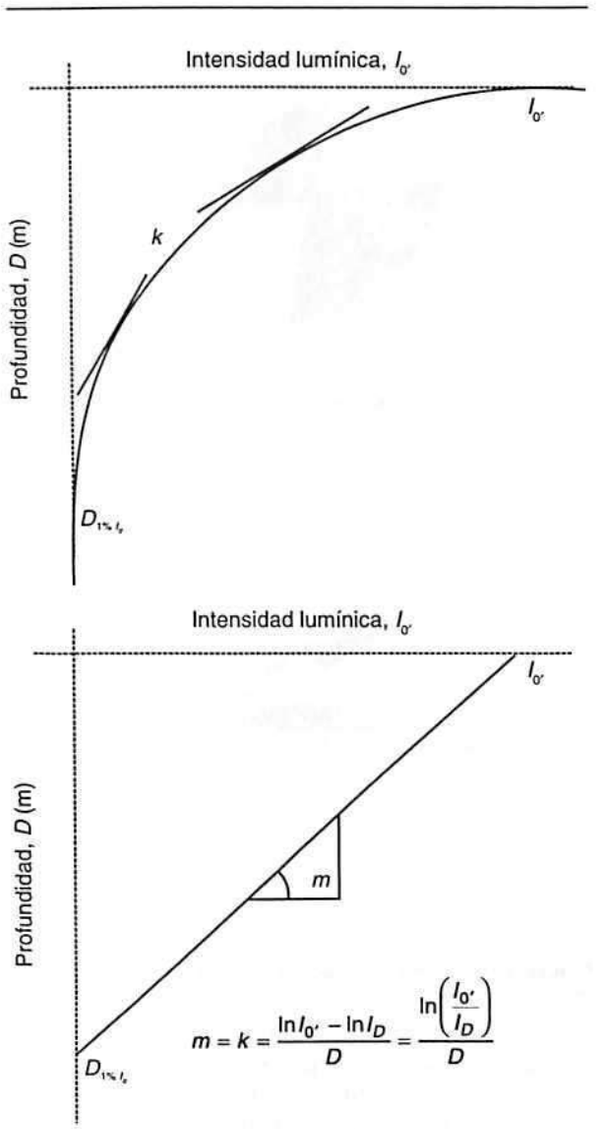


Figura 8.9 Atenuación exponencial de la luz y transformación logarítmica para hallar el valor del coeficiente de extinción *k*

Lo mismo sucedió en la represa La Fe, donde la relativa constancia en el valor de la profundidad Secchi (CV = 18,4%), a pesar de que durante todo el tiempo de muestreo se presentó un *bloom* del alga verde *Botryococcus braunii*, corrobora que partículas grandes no

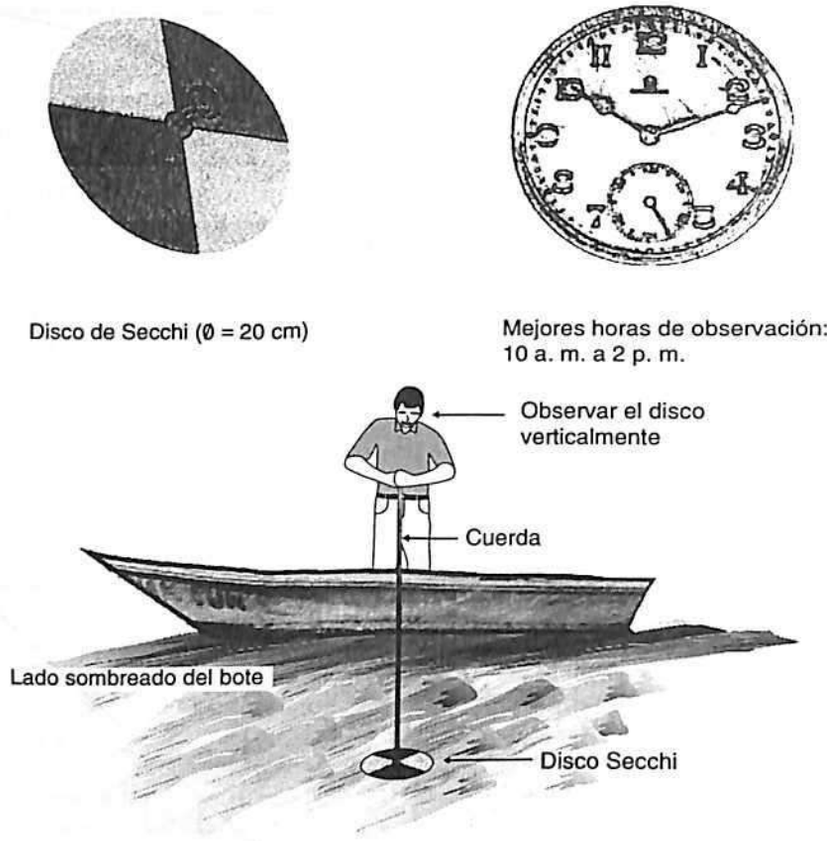


Figura 8.10 Forma y tiempo de medir la transparencia del agua con el disco Secchi

inciden en la turbidez ni en la profundidad Secchi, como sería de esperar, y demuestra que en este caso la absorción de la luz, y no la dispersión por las partículas algales, representaría la mayoría de la atenuación lumínica (Hernani y Ramírez, 2002).

A partir de la transparencia Secchi puede calcularse, además, un *índice de estado trófico* (IET) definido inicialmente por Carlson (1977) y modificado por Toledo *et al.* (1983) para cuerpos de agua tropicales brasileños:

$$\text{IET}(D_{sd}) = 10[6 - (0{,}64 + \ln D_{sd})/\ln 2].$$

El criterio de aplicación de este índice se muestra en la tabla 8.3.

Para aplicar el índice, la transparencia debe darse en metros y cumplir los supuestos mencionados, los cuales deben ser probados antes de usarlo. Toledo *et al.* (1983) presentan una tabla de clasificación del estado trófico en función de la transparencia (véase tabla 8.4).

Color y turbiedad en los lagos

Aunque estos dos conceptos difieren entre sí, como veremos más adelante, se tratan conjuntamente, ya que interfieren en la transmisión de la luz en las aguas naturales y, por

consiguiente, regulan los procesos biológicos que en ellas se realizan. A simple vista, el color y la turbiedad del agua brindan una idea cualitativa de la productividad de un cuerpo de agua y a partir de ellos pueden deducirse algunas propiedades químicas del mismo.

El color: el color del agua fue estudiado por Aufsess (1903). Está constituido por la luz no absorbida. Así, una columna de agua pura absorbe todas las longitudes de onda de la luz visible y, por ello, da la apariencia de ser negra. La laguna Negra situada cerca del volcán Galeras, en Nariño (Colombia), recibe este nombre por tener un agua muy clara y limpia, y por tanto, da una apariencia negra. Igual sucede con las ciénagas de Jotaudó (Asprilla *et al.*, 1998) en Chocó, La Reina en el Parque Nacional Natural Los Katíos, entre los departamentos de Chocó y Antioquia (Colombia) y con muchas lagunas y lagos pequeños en el Amazonas.

Existe gran variedad de colores en el agua, que van desde el azul hasta el rojo, dependiendo de las sustancias químicas disueltas, de las suspendidas, o del tipo de plancton. Entre las sustancias disueltas están las proteínas, grasas, carbohidratos y sustancias derivadas de su descomposición. En el agua también existe la materia particulada o *seston,* compuesta por: *a.* material vivo o *plancton* (fitoplancton, bacterioplancton y zooplancton) y *b.* material no vivo o *tripton* (organismos muertos, detritos y sustancias coloidales de origen orgánico o inorgánico). La mayor parte del color del agua está compuesto por seston, del cual el plancton es a menudo el responsable de gran variedad de tonos. Así, las algas verdeazules dan un matiz verdoso al agua; las diatomeas, un color amarillento o pardo amarillento; algunos organismos zooplanctónicos como ciertos copépodos del género *Boeckella,* muy frecuentes en lagos de alta montaña tropicales, ocasionan un tinte rojizo. Por su parte, lagos en regiones que contienen abundante roca cálcica presentan un color verdoso, lagos volcánicos, uno amarillento por el azufre y lagos en regiones de rocas férricas un tinte rojizo.

Tabla 8.3 Rangos del índice de estado trófico (IET) modificado para definir el estado trófico de un lago

IET	*Estado trófico*
< 44	Oligotrófico
Entre 44 y 54	Mesotrófico
> 54	Eutrófico

Tabla 8.4 Rangos considerados para definir el estado trófico de un cuerpo de agua lenítico a partir de la transparencia

Transparencia (D_{sd}) en metros	*Estado trófico*
≥ 1,60	Oligotrófico
Entre 0,81 y 1,59	Mesotrófico
≤ 0,80	Eutrófico

Por lo regular, lagos altamente productivos o eutróficos presentan colores amarillentos, azul-grisáceo o pardo; los menos productivos u oligotróficos, tienen colores azulados o verdosos.

Los compuestos húmicos, originados principalmente por descomposición de material alóctono, dan un color amarillento a ríos y lagos, una vez que han sido arrastrados hasta ellos.

Los embalses, los lagos y los ríos tropicales, especialmente los localizados a baja altura sobre el nivel del mar, se ven usualmente afectados por diferentes coloraciones, por causa del arrastre de material alóctono producido por altas precipitaciones, y de las densas masas de fitoplancton, que se generan, a su vez, por la concentración de nutrientes y altas temperaturas (25 a 30 °C) permanentes a lo largo del año.

Desde el punto de vista limnológico, el agua presenta un *color verdadero* (o color específico) producido por sustancias en solución o materiales en estado coloidal. Por esta razón, se considera que el principal responsable del color son los sólidos disueltos. El *color aparente del agua* se debe al resultado de la acción de la luz sobre los materiales particulados suspen-

didos, junto con otros factores, como el tipo de fondo o reflexión del cielo; en él puede incluirse una parte generada por la turbidez del agua. Con el fin de determinar su color verdadero, debe filtrarse o centrifugarse para liberarla de las fuentes que le dan el color aparente.

El responsable definitivo del color son, entonces, los sólidos disueltos originados en la descomposición natural de la materia orgánica (principalmente vegetales, ácidos húmicos y fúlvicos), el hierro y el manganeso y residuos industriales (tintorería, tejidos, producción de papel, desechos domésticos, curtiembres).

Los materiales colorantes resultan del contacto del agua con desechos orgánicos como hojas, agujas de coníferas y madera en varios estados de descomposición. Taninos, ácidos húmicos y humatos son los principales colorantes. Algunas veces el hierro está presente en forma de humato férrico (Sawyer y McArthy, 1978). El color natural existe en el agua como partículas coloidales cargadas negativamente.

Para medir el color del agua se han propuesto varios métodos. Uno de ellos es la *escala de platino-cobalto*, propuesta por la Oficina de Reconocimiento Geológico de Estados Unidos. Consiste en comparar el agua de varios lagos con una serie de diluciones de solución de cloroplatino de potasio (K_2PtCl_4) y cloruro de cobalto cristalino ($CoCl_2 \cdot H_2O$); 1 mg de PtL^{-1} equivale a una unidad de platino-cobalto y va de cero unidades en aguas muy claras hasta cerca de trescientas en aguas muy oscuras o pantanosas.

Otro *método es el de Forel y Ule*, que consiste en una mezcla de diferentes proporciones de tres soluciones que van desde el azul I (solución pura de sulfato cuproamónico) hasta una solución de color pardo XXII. El pardo XXII y otros tonos pardos y amarillos se fabrican artificialmente de mezclas de sulfato de amonio y cobalto, cromato de potasio y sulfato cuproamónico. Una serie de tonalidades verdes que sirven como estándares se obtienen de varias proporciones de cromato potásico amarillo y sulfato cuproamónico azul (Cole, 1983). Estos métodos son poco usados en la actualidad y han sido sustituidos por aparatos electrónicos de medición directa.

La composición de la extinción total de la luz y el color del agua puede establecerse para diferentes factores si se analizan algunas propiedades de su calidad. Los valores de extinción para el agua químicamente pura son conocidos para todas las longitudes de onda. La proporción correspondiente a la turbidez puede eliminarse por filtración, centrifugación o leyendo en un espectrofotómetro a una longitud de 750 nm (Keskitalo y Eloranta, 1999).

La turbiedad: según Kirk (1985), es el grado en que el agua interfiere con la transmisión de la luz a través de ella; por este motivo, la luz es reemitida y no transmitida a través de la suspensión. La turbiedad originada en el agua por aporte de materiales externos se denomina alóctona y la producida dentro del mismo cuerpo de agua se designa como autóctona. Normalmente, los ecosistemas acuáticos tropicales, especialmente ríos y embalses de bajas alturas sobre el nivel del mar, son muy turbios por el arrastre de materiales, propiciado por la alta lixiviación que se da en estas regiones. Es importante anotar que la limnología clásica se inició en las regiones frías, húmedas y bien cubiertas de Norte América y Europa, donde los ecosistemas acuáticos lenníticos son comúnmente claros, y aunque existen algunos lagos rasos y turbios, escogieron estudiar los bellos y limpios lagos glaciares de las tierras altas y no las aguas fangosas de las tierras bajas. Los limnólogos en Australia, África y Sur América no tienen otra opción: estudian aguas turbias porque en la mayoría de los casos son las únicas disponibles (Melack, 1985).

Los valores de turbiedad van desde cero, en agua pura, hasta varios miles en ríos muy turbios. Antiguamente la unidad de medida más utilizada fue la *unidad Jackson de turbiedad* (UJT), que equivale a una solución de 1,0 mg SiO_2 L^{-1}. Esta es una unidad arbitraria que se usaba originalmente para calibrar el turbidímetro de llama de Jackson. Hoy existen métodos colorimétricos más precisos para medir la turbiedad, que no dependen de la agudeza visual del observador, como la *unidad nefelométrica de turbidez* (NTU).

El papel más importante que desempeña la turbidez en el agua se relaciona con la transmisión de la luz, por lo que incide directamente en la producción primaria y en el flujo de energía dentro del ecosistema.

El origen natural de la turbiedad se debe a partículas de roca, arcilla y fango; algas y otros microorganismos; mientras que el antropogénico se da a partir de desechos domésticos e industriales, microorganismos, erosión, entre otros.

Las medidas de turbidez han recibido más atención de los ingenieros que de los limnólogos. Su principal responsable son los sólidos en suspensión, que varían su rango de tamaño desde material coloidal a dispersores gruesos. En lagos u otras aguas quietas, la mayoría de la turbiedad se deberá a dispersores coloidales y a otros extremadamente finos.

Los sólidos: todos los contaminantes del agua, con excepción de los gases disueltos, contribuyen a la carga de sólidos. Pueden clasificarse de acuerdo con su tamaño y estado (sólidos en suspensión, sólidos coloidales y sólidos disueltos), por las características químicas (sólidos volátiles y fijos) y por la decantabilidad (sólidos en suspensión sedimentables y sólidos en suspensión no sedimentables). En el agua, las sustancias no disueltas se refieren generalmente como *seston* (Cole, 1983; Margalef, 1983), *material suspendido, sólidos suspendidos* (Sawyer y McCarty, 1967, 1978), *suspensoides* (Kirk, 1985; Bruton, 1985) o *particulados detritales* (Melack, 1985).

La división en cuanto al tamaño es un fraccionamiento convencional basado en el paso a través de un papel de filtro con poros de un tamaño definido (generalmente 0,45 μm); los que pasen serán los sólidos disueltos, los que el filtro retenga son los sólidos suspendidos o suspensoides. Serían más adecuados los términos sólidos filtrables y sólidos no filtrables. Los sólidos coloidales están en una franja de tamaño intermedio entre los suspendidos y los disueltos, pero no es posible separarlos por el método simple del filtrado; por ello, la mayor parte entra en los sólidos disueltos y la restante como sólidos en suspensión.

Cuando los sólidos se someten a temperaturas elevadas (generalmente 550 °C) se oxida (volatiliza) la fracción orgánica (sólidos volátiles), permaneciendo la fracción inorgánica o mineral denominada *sólidos fijos o inertes*.

Los *sólidos sedimentables* son los que consiguen decantarse en condiciones de quietud, en una hora y debido a la influencia de la gravedad; se expresan en mlL^{-1} y se cuantifican en un recipiente llamado *cono de Imhoff*. Únicamente se sedimentarán los sólidos suspendidos más gruesos y con gravedad específica mayor que la del agua. La fracción no sedimentada representa los sólidos no sedimentables. De acuerdo con lo anterior, la distribución de los sólidos podría representarse como se indica en la figura 8.11.

Efecto del calor en el agua

Hasta ahora se ha considerado solamente la porción de la radiación solar correspondiente al espectro lumínico y la penetración de sus ondas en el agua, la cual desde el punto de vista fotosintético, es fundamental para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos.

La cantidad de energía lumínica absorbida disminuye exponencialmente con la distancia de la trayectoria de la luz a través de la solución. Para una longitud de onda de 750 nm, el 90% de la luz es absorbida en un metro, con solamente un 1% transmitido a través de 2,0 m de agua pura. Puesto que gran parte de la energía solar es de baja frecuencia, con longitudes de onda por encima de 750 nm, la mayor parte de ella queda retenida en las capas superiores de la columna. Toda esta energía se manifiesta en forma de calor, el cual se propaga a capas inmediatas por conducción, molécula a molécula. Esta propagación depende del *coeficiente de difusividad* o *coeficiente de difusión del calor (C)*, el cual expresa la proporcionalidad entre la cantidad de calor *(Q)* que pasa a través de

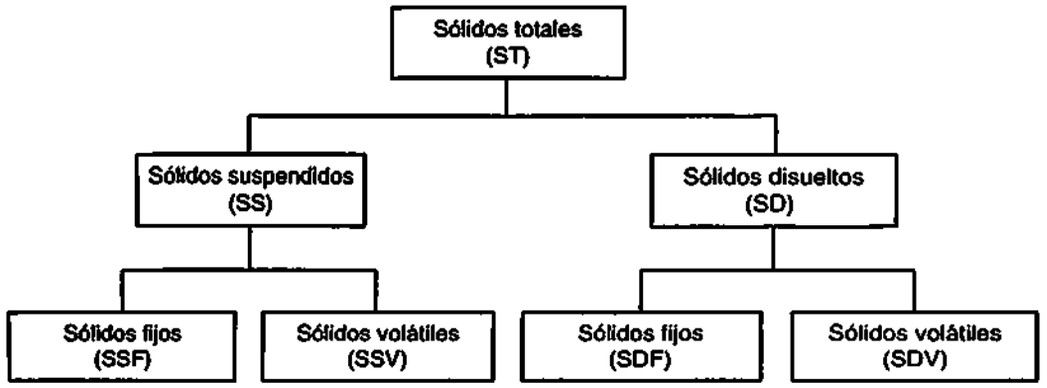


Figura 8.11 Distribución de los sólidos en el agua

un área *dx dy*, que usualmente es 1 cm^2, en la dirección *z* (que es positiva hacia abajo), en el tiempo *dt* y el gradiente de temperatura *dT/dz* (Margalef, 1983).

$$dQ/dt = - Csp(dT/dz)dx\,dy,$$

donde:

s corresponde al calor específico del agua (1 cal = 4,18 J).

ρ es la densidad del agua dulce (aproximadamente 1).

La difusión del calor es un proceso lento denominado *conducción*. La absorción de 1.000 cal cm^{-2} por agua de mar muy transparente y en reposo, aumentaría cerca de 6,5 °C la temperatura en el intervalo de 0 a 1 m de profundidad, pero menos de 0,1 °C en el estrato entre 10 y 11 m. Se miden experimentalmente coeficientes de difusión térmica entre 0,0011 y 0,0020 $cm^2 s^{-1}\,°C^{-1}$; por ello, en los cuerpos de agua a causa de la fuerte absorción de la radiación en el primer metro de profundidad, debería ocurrir una disminución brusca de temperatura, que podría representarse como una curva exponencial semejante a la de la radiación visible. Este fenómeno no ocurre por influencia del viento, que produce la redistribución del calor en toda la masa de agua y disminuye la estabilidad de la misma (Margalef, 1983).

El viento origina turbulencia al interaccionar con el agua. Como producto de dicha interacción surgen ondas que se propagan hacia abajo mediante movimientos más o menos orbitales. La natación de los animales genera también turbulencia. La propagación de la turbulencia depende de la resistencia que encuentre, la cual se mide por el trabajo que tiene que realizar. La estratificación o estabilidad y la viscosidad son particularmente importantes como resistencias a la propagación de la turbulencia (Margalef, 1983). Como resultado, un lago podría ser considerado un oscilador dinámico de masa, tipo resorte, en el que la estabilidad de la estratificación determina la rigidez del muelle. Por ello, la respuesta física del lago al estrés de viento, a la entrada de un río, a la salida vía torre de captación o presa, depende de la intensidad de la estratificación térmica presente (Spigel e Imberger, 1987).

El viento, al actuar sobre la superficie en cierta dirección, desbarata gradualmente las capas superiores de la masa de agua, que van en la misma dirección del viento. La masa de agua superficial será sustituida por la masa de la capa inferior fría, que se moverá hasta la superficie. En la región terminal de actuación del viento habrá aumento del nivel de agua de la superficie (caliente), la cual, a causa de la inercia, tenderá a irse al fondo (véase figura 8.12). Este proceso se llevará a

cabo si la energía del viento es superior a la resistencia ofrecida por las diferentes capas de agua y que se denomina *resistencia termal relativa (RTR)* a la mezcla. El modelo de la figura 8.12 se ajusta al de un lago holomíctico durante el período de mezcla. Es necesario mencionar esto, pues también hay modelos para lagos meromícticos, es decir, aquellos que se mezclan solo parcialmente.

Las diferencias de temperatura originan capas con diferentes densidades que constituyen en sí mismas una barrera física a la mezcla. Si la energía del viento no es suficiente para mezclarlas, el calor no se redistribuye en la columna y se crean condiciones de estabilidad térmica con estratos diferenciados desde los puntos de vista físico, químico y biológico (Cole, 1983).

En la mayoría de los casos, la estratificación de la columna de agua es consecuencia del efecto de la temperatura sobre la densidad de esta. Sin embargo, también puede ocurrir estratificación por efecto de la altura de las compuertas en un embalse, lo que Tundisi (1984) llamó *estratificación hidráulica*, o por la distribución heterogénea de la salinidad. Cuando hay *estratificación térmica*, la expansión de la molécula de agua, o sea, la alteración de la densidad, varía en función de la temperatura, pero no de manera uniforme; por ejemplo, entre 4 y 5 °C las diferencias de densidad son significativamente inferiores a las observadas entre 24 y 25 °C. De esta manera, al aumentar la temperatura del agua, las diferencias de densidad se tornan mayores, lo cual puede observarse en la tabla 8.5 (Cole, 1983).

En términos de trabajo del viento, esto significa que para desestratificar (homogeneizar) masas de agua con temperaturas entre 24 y 25 °C, por ejemplo, es necesario, para el viento, realizar un trabajo 31 veces mayor que el efectuado entre 4 y 5 °C. Este fenómeno tiene enormes consecuencias limnológicas, ya que en ecosistemas acuáticos con altas temperaturas (>20 °C), no hay necesidad de grandes diferencias en las capas sucesivas para que ocurra una estratificación térmica de la columna de agua. Por consiguiente, en embalses (véase figura 8.13) y lagos tropicales y subtropicales se generan estratificaciones térmicamente estables con diferencias reducidas de temperatura entre las capas de la columna de agua (Cole, 1983).

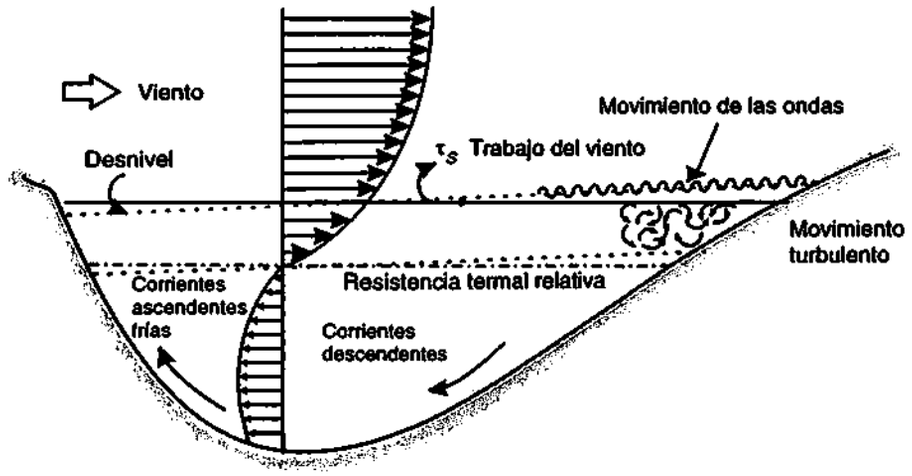


Figura 8.12 Esquema general del intercambio de energía mecánica en la interfase aire-agua como proceso básico en la hidrodinámica de lagos holomícticos

Como resultado de las diferencias de temperatura y densidad del agua, se presenta una *estratificación térmica directa*, con aguas frías y densas bajo aguas cálidas ligeras. Se origina entonces un lago dividido en tres regiones, las cuales son el resultado de dos fuerzas opuestas: el viento que busca que el agua se mezcle y homogeneice, y el sol que quiere que el agua se estratifique y estabilice, es decir, forme capas de diferente densidad. Cuando el sol predomina e inyecta calor al agua crea una estructura vertical; cuando es el viento quien domina, dicha estructura desaparece total o parcialmente. A la distancia en que el viento sopla sobre el agua sin cambio apreciable de dirección se le llama *fetch*. Se relaciona con la intensidad de la mezcla turbulenta y depende principalmente del ángulo de incidencia del viento sobre la superficie.

La efectividad del viento como agente mezclador no depende solo de su fortaleza, sino también de su dirección con relación a la orientación del lago, su ángulo de entrada, la topografía circundante que puede exponer el cuerpo de agua o protegerlo de su acción, y la relación entre el *fetch* y la profundidad del agua que va a ser mezclada (denominada *razón de aspecto*). Por eso, en los lagos muy someros puede haber un volumen de agua insuficiente bajo el nivel calentado directamente por la radiación para que se desarrolle una estratificación estable que resista el efecto mecánico del viento (Beadle, 1974).

La estructura vertical (de tipo directo en este caso) está conformada por: una región superficial vigorosamente mezclada por el viento y de temperatura más o menos uniforme que se denomina *epilimnion* o zona de continuidad térmica; una región más fría, de agua más pesada y poco afectada por el viento: el *hipolimnion*. Separando estas dos regiones del lago hay una zona transicional intermedia donde la temperatura cae rápidamente con la profundidad; Brönsted y Wessemberg-Lund (1911) la llamaron *metalimnion*, otros la llaman *mesolimnion*. Dentro de esta zona hay una región donde el gradiente de temperatura que se origina es más pronunciado y que Birge (1897) llamó *termoclina* o *termoclino*. Hutchinson (1957) considera la termoclina un plano imaginario dentro del lago, localizado a un nivel intermedio entre las dos profundidades donde la disminución de la temperatura es mayor; a este plano lo denominó *termoclina planar* y yace dentro del metalimnion. Esta definición coincide con las más recientes que consideran la termoclina el centro del gradiente estacional de temperatura llamado metalimnion. Se han identificado en general dos tipos de termoclina: la *termoclina temporal* o *diurna* y la *parental*. Esta última se localiza siempre dentro del metalimnion. En presencia de una termoclina, el agua es estratificada. La profundidad y estabilidad de la termoclina dependen de la duración de los períodos de calma, los de calentamiento y la frecuencia y magnitud de los eventos de mezcla (Payne, 1986). La termoclina parental resulta de la acción bien sea de la mezcla turbulenta o de la convexión que empuja el metalimnio, y con él la termoclina, hasta una profundidad proporcional a la fuerza de

Tabla 8.5 Cambios en la resistencia termal relativa a la mezcla para diferentes de temperaturas

Rango de temperatura (°C)	*Densidad (gcm^{-3})*	*Aumento de la resistencia a la mezcla con relación a 4-5 ° C* [1]
4-5	8×10^{-6}	Una vez
9-10	81×10^{-6}	10 veces
14-15	145×10^{-6}	18 veces
24-25	252×10^{-6}	31 veces
29-30	298×10^{-6}	37 veces

1 $RTR = (\rho_{T\,°C_2} - \rho_{T\,°C_1}) / \rho_{4\,°C} - \rho_{5\,°C}) = (\rho_{T\,°C_2} - \rho_{T\,°C_1}) / 81 \times 10^{-7}$

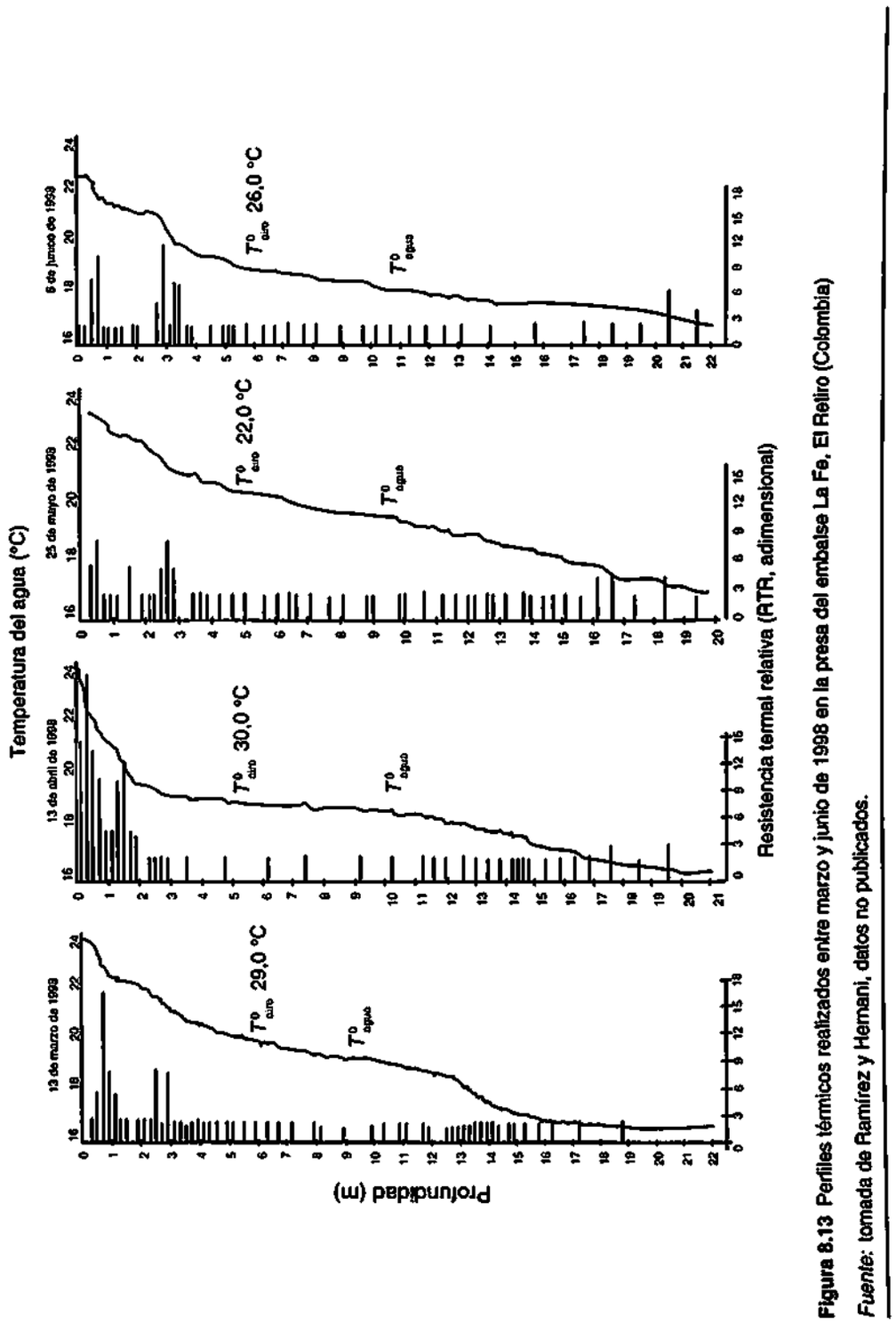


Figura 8.13 Perfiles térmicos realizados entre marzo y junio de 1998 en la presa del embalse La Fe, El Retiro (Colombia)

Fuente: tomada de Ramírez y Hermani, datos no publicados.

empuje sin que desaparezca la estratificación. El que cambia a lo largo del día es el termoclino temporal o diario y el de profundidad es el parental.

La terminología referente a la estratificación (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) se propuso para aplicarse a lagos de zona templada donde las estratificaciones de densidad y química estén normalmente asociadas con discontinuidades térmicas. Sin embargo, en lagos tropicales profundos o bien protegidos se origina una marcada discontinuidad química (el límite inferior de oxígeno) no asociada con una termoclina. La capa anóxica no es entonces el equivalente del hipolimnion de los lagos templados en verano. Los términos clásicos mencionados no debieran entonces usarse sin alguna cualificación (Beadle, 1974).

En el metalimnion se presenta entonces un gradiente agudo de densidad y puede presentar una termoclina bien definida (de una sola escala) o tener varias escalas térmicas (múltiples termoclinas). Esta zona previene el progreso de los remolinos turbulentos hacia abajo. Los remolinos impactan el gradiente de densidad y la termoclina resistirá dependiendo de la estabilidad térmica que posea (Imberger, 1989).

Estas tres zonas son aparentemente fáciles de distinguir; sin embargo, resultados de campo muestran perfiles de diferente tipo, muy alejados de aquel presentado en los libros de texto. Debe recordarse que los perfiles térmicos se realizan generalmente en un determinado momento, la hora de llegada al sitio de muestreo, por lo que se obtiene una visión puntual de un proceso dinámico mediado por la transmisión del calor ejercida, generalmente, de forma mecánica por la acción del viento. Como resultado, si a la hora en que se realiza el perfil el viento no ha "trabajado" lo suficiente, puede obtenerse un perfil térmico como el mostrado en la figura 8.14*a*. En la medida en que el viento "trabaje" en forma más intensa y comunique al agua energía cinética turbulenta capaz de vencer la resistencia a la mezcla ejercida por las fuerzas viscosas, la termoclina diurna superficial descenderá en la columna de agua, originándose perfiles como los mostrados en las figuras 8.14*b* y 8.14*c*. A una hora determinada, si el viento y las fuerzas convectivas han trabajado suficiente, la termoclina superficial habrá evolucionado y descendido hasta una profundidad determinada (véase figura 8.14*d*). Esta es la *termoclina parental*, que se presenta generalmente entre las horas nocturnas y las primeras de la mañana; luego, a menos que se efectúen muestreos nictemerales, se desconocerá la profundidad a la que se ha establecido dicha termoclina. Dussart (1966) resume los tipos de perfiles térmicos que pueden encontrarse en un lago (véase figura 8.15).

Para altas latitudes, la termoclina se define con base en un gradiente térmico o ΔT °C de 1 °C. Para las zonas tropical y ecuatorial, a causa de los pronunciados cambios de densidad ocasionados por las altas temperaturas, la termoclina es definida por algunos autores como aquella zona dentro del metalimnion donde el gradiente térmico oscila entre 0,2 y 0,5 °C. Estas pequeñas diferencias de temperatura constituyendo una termoclina no se presentan solo en grandes lagos. En lagos tropicales pequeños, como el Subang en Malasia, discontinuidades del orden de 0,5 °C a los 3-4 m fueron suficientes para establecer los efectos de una termoclina (Arumagan y Furtado, 1980). Estas pequeñas diferencias crean una termoclina en los trópicos porque, según se mencionó, la densidad del agua disminuye desproporcionadamente con el aumento de la temperatura. De esta forma, un cambio de 1 °C a temperaturas entre 26,5 y 27,5 °C decrece la densidad del agua en un valor equivalente al cambio entre 4 y 10 °C. Esto implica que pequeñas variaciones en los trópicos, donde el agua tiende a estar entre 29 y 30 °C, origina amplios cambios en la densidad, suficientes para crear una termoclina con su consecuente efecto de barrera (Payne, 1986).

La altura del metalimnion depende de varios factores, entre los que figuran la transparencia y los diferentes factores ligados a ella, la morfología de la cubeta, la localización geográfica, la exposición al viento, el tiempo de retención del agua, las corrientes internas, los cambios de densidad, la profundidad del lago, la latitud y la altura sobre el nivel del mar. Los patrones resultantes de la estratificación térmica influyen de manera fundamental en los ciclos físicos y químicos de los lagos y, por tanto, en los procesos de producción y respiración que se llevan a cabo en dichos ecosistemas.

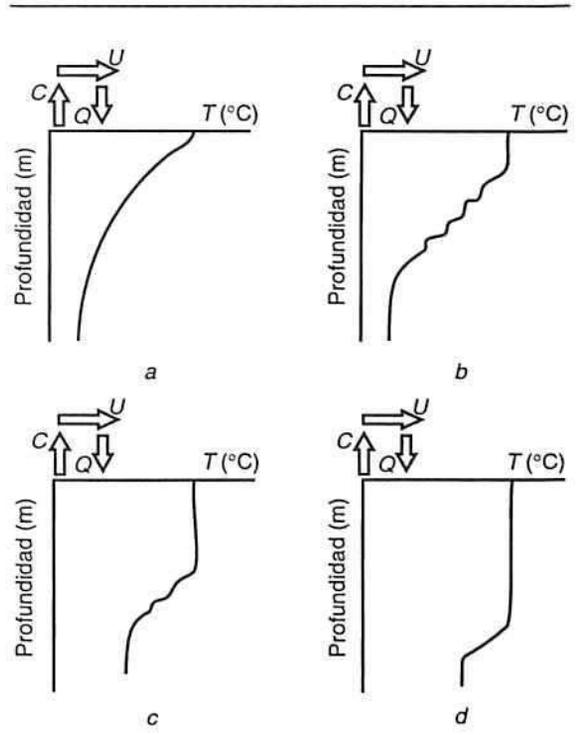


Figura 8.14 Variación diaria idealizada del perfil térmico en función de la entrada de calor *(Q)*, el viento *(U)* y la convección *(C)*

La termoclina constituye una barrera impermeable a los gases, los nutrientes y las sales en solución, pero a través de la cual pasa el material orgánico particulado hacia el hipolimnion. Ya que en la zona productiva, donde la luz es suficiente para promover la fotosíntesis, puede incluirse el epilimnion o este incluir dicha zona, el fitoplancton senescente y los detritos se hunden en la termoclina hasta el hipolimnion donde ocurre la descomposición (Payne, 1986).

Dependiendo de la duración de la termoclina se habla de presencia o no de *estabilidad térmica*. Este concepto, gracias a Schmidt (1915, 1928) y a Hutchinson (1957), se define como la cantidad de trabajo requerida para mezclar un lago entero hasta densidad uniforme, sin adicionar o sustraer calor en el proceso. Si la densidad es uniforme de la superficie al fondo, la estabilidad es cero, no es necesario efectuar ningún trabajo para promover la estabilidad, y se dice que la columna de agua es isotérmica. La estabilidad de Schmidt *(S)* provee un único valor que permite conocer qué tan estable es un lago en un momento dado. Schmidt propuso la fórmula siguiente para hallar dicho valor:

$$S = A_0^{-1} \int_{z_0}^{z_m} (z - z_g)\ A_z\ (1 - \rho_z)\ d_z,$$

donde:

S es la estabilidad ($g \cdot cm \cdot cm^{-2}$),

z es la altura arriba del fondo (cm),

A_0 es el área del lago (cm^2),

z_0 y z_m corresponden a las profundidades mínima y máxima (cm),

z_g es el centro de volumen arriba del fondo (cm),

A_z es el área del lago a profundidad z y,

ρ_z es la densidad del agua a la profundidad z ($g \cdot cm^{-3}$).

El trabajo del viento se define como el necesario para lograr la distribución vertical del agua calentada en la superficie a través de una columna de densidad uniforme hasta un nivel particular de estratificación (Cole, 1983). Se cuantifica a partir de B (Birge, 1916):

$$B = \int_{z_0}^{z_m} z(A_z A_0^{-1})(1 - \rho_z) d_z.$$

El valor de B ofrece una cuantificación de la energía involucrada para conseguir la distribución del calor mediante la mezcla y puede usarse para cuantificar la exposición de un cuerpo de agua al viento. Valores bajos indican una acción débil con distribución

poco efectiva del calor en la columna de agua (Bowling, 1990).

La estabilidad de Schmidt no describe adecuadamente la estratificación térmica ya que solo considera el efecto de las fuerzas viscosas, principalmente diferencias de densidad, y la estabilidad térmica de un sistema depende no solo de la fortaleza de la estratificación, sino también de la cantidad de energía suplida, principalmente por el viento, para mezclar el sistema (Robertson e Imberger, 1994). Igual sucede con la resistencia termal relativa (RTR) y otros índices de estabilidad como la frecuencia de Brünt Väsälä *(N)* y los números de Richardson *(Ri)* y Reynolds *(Re)*:

$$RTR = \{[\rho(t_2) - \rho(t_1)] / \rho_{(4\text{-}5\,^{\circ}C)}\} = [\rho(t_2) - \rho(t_1)] / 81 \times 10^{-6}$$

$\rho(t_1)$ y $\rho(t_2)$ son densidades correspondientes a las temperaturas t_1 y t_2 que generalmente son vecinas:

$$N^2 = [(g)\ (\rho\ \text{media}^{-1})]\ (\delta\rho / \delta z).$$

Tanto la RTR como la frecuencia de Brünt Väsälä indican la estabilidad de columnas de agua parciales y sirven para encontrar la profundidad donde la estabilidad es mayor; los demás permiten obtener un valor numérico para cuantificar la estabilidad de la columna completa:

$$R_e = (\rho V L)(\mu^{-1}),$$

donde:

V es la velocidad media del fluido y,

L es una longitud característica (en metros), tal como el diámetro de un tubo a través del cual el agua fluye o la longitud recorrida por el viento en su dirección dominante. Cuando los valores de R_e son pequeños, las fuerzas viscosas prevalecen, mientras que valores altos indican que las fuerzas inerciales son más importantes:

$$R_i = [g(d\rho/dz)]\ [\rho\ (du/dz)^2]^{-1},$$

donde:

$d\rho/dz$ es el gradiente vertical de densidad y,

du/dz es el gradiente vertical de las velocidades horizontales. Valores bajos son indicativos de turbulencia; altos valores ($R_i > 0{,}25$) son equivalentes a estabilidad.

Otro índice que brinda un valor para la estabilidad de una estructura dada y cuantifica la resiliencia (elasticidad) crítica de esa estructura a los cambios en las condiciones ambientales es el número de Wedderburn *(W)* (Imberger y Hamblin, 1982). W relaciona el efecto de la resistencia flotante de las diferencias de densidad acumuladas ($\Delta\rho_w$) debajo de la termoclina estacional ($gh_s\Delta\rho_w$), con relación a la fuerza desestabilizante del viento $[\rho_w(u^*)^2 L h_s^{-1}]$; L es la distancia recorrida por el viento a través del cuerpo de agua en la dirección dominante del mismo (medida en un mapa del lago a escala), h_s es la profundidad de la termoclina estacional (aquella profundidad a la cual el gradiente de densidad es mayor que 0,02 kg m^3 m^{-1}) y Lh_s^{-1} es su razón de aspecto. Esta ecuación relaciona, en definitiva, el flujo de energía flotante y su contraparte, el flujo de energía mecánica. W se evalúa como:

$$W = [g(h_s)^2(\Delta\rho_w)]\ [\rho_w(u^*)^2 L]^{-1}.$$

Para valores de W mayores o iguales que 1, la estructura es considerada vulnerable a la mezcla; cuando W es menor que 1, la estructura puede modificarse extensivamente cuando se enfrente al próximo evento de entrada de energía mecánica (Reynolds, 1992).

Un índice que representa la estabilidad dinámica y el grado de extensión de la mezcla profunda es el número del lago (*LN*) (Imberger y Patterson, 1990; Robertson *et al.*, 1990):

$$LN = [g\ S\ (1 - z_t / z_m)]\ [\rho\ (u^*)^2\ (A_0^{1,5})\ (1 - z_g / z_m)]^{-1},$$

donde:

S es la estabilidad de Schmidt,

z_t es la altura de la termoclina (en cm arriba del fondo),

ρ es la densidad del agua en la superficie (en g cm^3) y,

z_g es el centro de volumen (en cm arriba del fondo).

$$u^* = (\rho_a\ \rho_w^{-1})\ C_D\ (U_{10})^2,$$

donde:

U_{10} es la velocidad del viento en cm s^{-1} 10 m arriba de la superficie del agua,

C_D es el coeficiente de arrastre friccional (adimensional) cuyo valor es de $1{,}3 \times 10^{-3}$ y,

$[(\rho_a)(\rho_w)^{-1}]$ corresponde a la razón (adimensional) entre las densidades del aire (ρ_a) y del agua (ρ_w) que es $1{,}2 \times 10^{-3}$.

Otra manera de hallar el valor de u^* es referida por Denman y Gargett (1983):

$$u^* = U\{[\rho_a C_D]\ [\rho_w]^{-1}\}^{0.5}.$$

Un *LN* igual que 1 indica que el viento es suficiente para forzar la termoclina estacional a ser desviada a la superficie en la dirección del extremo terminal del lago. Para $LN \gg 1$, la estratificación es fuerte y domina las fuerzas turbulentas introducidas por el viento en la superficie; se espera entonces poco balanceo *(seiching)* de la termoclina estacional y poca mezcla turbulenta en el hipolimnion. Valores $LN \ll 1$ representan una estratificación débil; en estas circunstancias, la termoclina estacional experimenta balanceos fuertes y el hipolimnion se ve sometido a mezcla turbulenta a causa de los cortes internos (Imberger, 1989).

Lo deseable sería calcular tanto W como *LN*, pues de esta forma se observaría el comportamiento de la columna de agua estudiada frente a las fuerzas inerciales y viscosas. Por ejemplo, cuando W es pequeño y *LN* es grande, únicamente la parte superior de la termoclina responderá a la fuerza del viento; cuando ambos números son pequeños, el lago reaccionará como un todo y la mezcla vertical lo perturbará completamente (Imberger y Patterson, 1990).

Cuando hay estabilidad térmica, los nutrientes se agotan en el epilimnion y pasan de la forma disuelta a la particulada; es, además, una zona rica en oxígeno proveniente del intercambio gaseoso y de la fotosíntesis. En el hipolimnion, por el contrario, inicialmente se agota el oxígeno libre y como consecuencia de los procesos de descomposición del material particulado que cae proveniente del epilimnion, se originan compuestos como dióxido de carbono, nitritos, nitratos, fosfatos, sulfatos, etc. Cuando el proceso de estabilidad es "duradero", los organismos toman el oxígeno combinado presente en estos compuestos y lo reducen hasta sustancias altamente tóxicas, como metano, amonio y ácido sulfhídrico.

A veces la estratificación presente se ve "auxiliada". Dicho "auxilio" proviene de las aguas frías de los ríos entrantes, las cuales al buscar aguas de igual densidad, mantienen el hipolimnion a una menor temperatura que el de las aguas superficiales, aun durante la estación fría, previniendo así la desestratificación. Esta conducta puede presentarse más comúnmente en embalses, pero no es extraña en lagos. Lewis y Weibezhan (1986) ejemplifican esta conducta para el embalse Lagartijo, en Venezuela.

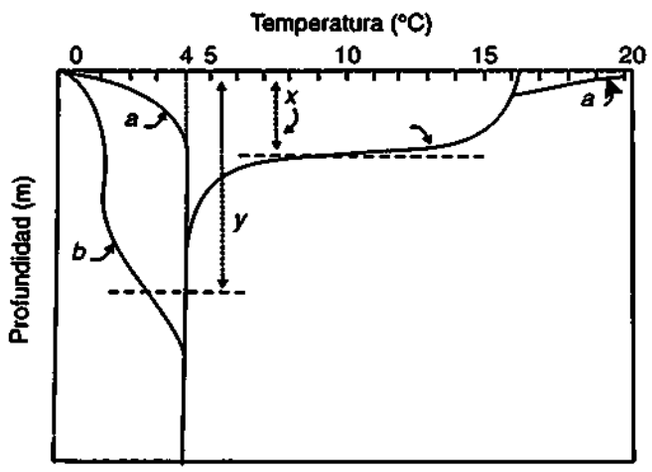


Figura 8.15 Tipos de termoclina. *a:* De superficie; *b:* de profundidad; *x* y *y:* altura del epilimnion.

Fuente: tomada de Dussart (1966).

La conservación del calor en el agua presenta un comportamiento relativamente diferente en zonas templadas y en zonas tropicales; de ahí que este será uno de los aspectos en los cuales se enfatizará, ya que constituye una de las diferencias esenciales entre la limnología de altas latitudes o zonas templadas y la de bajas latitudes (ecuatorial y tropical).

Estratificación térmica en lagos de zonas templadas

En el hemisferio norte el invierno comienza el 21 de diciembre y se extiende hasta el 21 de marzo; la primavera va del 21 de marzo al 21 de junio; el verano del 21 de junio al 21 de septiembre; y el otoño del 21 de septiembre al 21 de diciembre. Estos patrones se presentan de manera opuesta en el hemisferio sur; es decir, cuando el hemisferio norte está en invierno, el sur está en verano.

Durante el invierno, la temperatura del agua se enfría cada vez más, hasta formarse una capa de hielo que cubre la superficie de los lagos. Debajo de la capa de hielo, las temperaturas pueden variar entre 8 y 10 °C, dependiendo de la profundidad y de la actividad respiratoria y oxidativa que perdura en el agua durante el invierno. De esta manera, se forman dos capas de agua, de las cuales solo la inferior circula; este patrón de circulación es llamado *estratificación de invierno* y es considerado una estratificación inversa, por el hecho de que la parte más fría de la columna de agua está localizada en la superficie (véase figura 8.16).

A medida que llega la primavera, la capa de hielo comienza a descongelarse. Cuando la temperatura del agua llega a 4 °C, dquiere la mayor densidad, por lo que se va al fondo provocando, de esta manera, un movimiento de circulación total, acarreando la homogeneización térmica del lago. Esta circulación es llamada *circulación de primavera* y es más efectiva en lagos poco profundos (véase figura 8.16).

Cuando va llegando el verano, el agua se calienta progresivamente hasta tal punto que la capa superficial se torna más caliente que la inferior y, por tanto, menos densa. Esto trae como consecuencia una estratificación térmica directa o de verano, por ser mayor la temperatura de la superficie que la del fondo. Las altas temperaturas ambientales y la falta de vientos fuertes hace que esta situación perdure durante la mayor parte de los meses de verano (véase figura 8.16).

Al llegar el otoño la parte superficial del lago comienza a enfriarse ya que se reduce la intensidad de la radiación solar. Esta pérdida de energía en forma de calor se debe también a los fenómenos de evaporación (pérdidas de calor por convección) y a la entrada de afluentes con aguas más frías. En este proceso de enfriamiento progresivo llega un momento en que la temperatura del epilimnion es igual a la del hipolimnion, y desaparece con ello la estratificación térmica formada durante el verano. Con el incremento de temperaturas frías a mediados y finales del otoño, el agua de la superficie llega a su máxima densidad (4 °C), lo que provoca un segundo período de circulación, favorecido, además, por los fuertes vientos que por esa época soplan en las regiones templadas (véase figura 8.16).

Los anteriores fenómenos de estratificación térmica y circulación del agua corresponden a un lago dimíctico típico y marcan períodos definidos de productividad en las zonas templadas. Durante el invierno, los lagos están sellados por una capa o cubierta de hielo, lo que impide la fotosíntesis y al tiempo aumenta los fenómenos de respiración y oxidación en el fondo del lago, causando un incremento de nutrientes y una disminución del oxígeno disuelto.

Con el aumento de la temperatura en primavera se presenta el primer período de circulación, el cual remueve los nutrientes acumulados y los distribuye por todo el cuerpo de agua. De esta manera, la mayor radiación solar y la disponibilidad de nutrientes favorecen un crecimiento exagerado de algas, conocido como *florecimiento de fitoplancton de primavera* (véase figura 8.17).

El incremento de temperatura en verano hace que el lago se estratifique, consumiéndose rápidamente los nutrientes de la superficie, por lo que la productividad disminuye de manera notoria durante esta época del año. En lagos poco profundos, la desoxigenación puede ser total, pues además de presentarse una fuerte demanda bioquímica de oxígeno (DBO), las aguas más calientes pierden rápidamente el oxígeno. La situación anterior puede agravarse por la contaminación con materia orgánica, lo que provoca desoxigenación total del ecosistema y producción de sustancias como el H_2S, que ocasionan muerte masiva de peces.

El conocimiento de este fenómeno ha servido para dirimir litigios, en los cuales se acusa de la mortalidad de los peces a compañías fumigadoras o fábricas de sustancias químicas, cuando en realidad las mortalidades se debieron a fenómenos de desoxigenación provocados por fuerte estratificación en verano y consiguiente desoxigenación del lago.

En el otoño, cuando el agua circula por segunda vez, los nutrientes acumulados durante el verano son de nuevo redistribuidos por todo el ecosistema, y se presenta así un nuevo pico de productividad de algas, conocido como *florecimiento de fitoplancton de otoño*. El exceso de producción de materia orgánica se acumula en el fondo hasta que el próximo período de circulación de primavera remueva los nutrientes, los cuales serán usados por las algas, creándose como consecuencia un nuevo pico de fitoplancton. Este proceso cíclico puede considerarse típicamente producido por los cambios de irradiación y temperatura en el ecosistema.

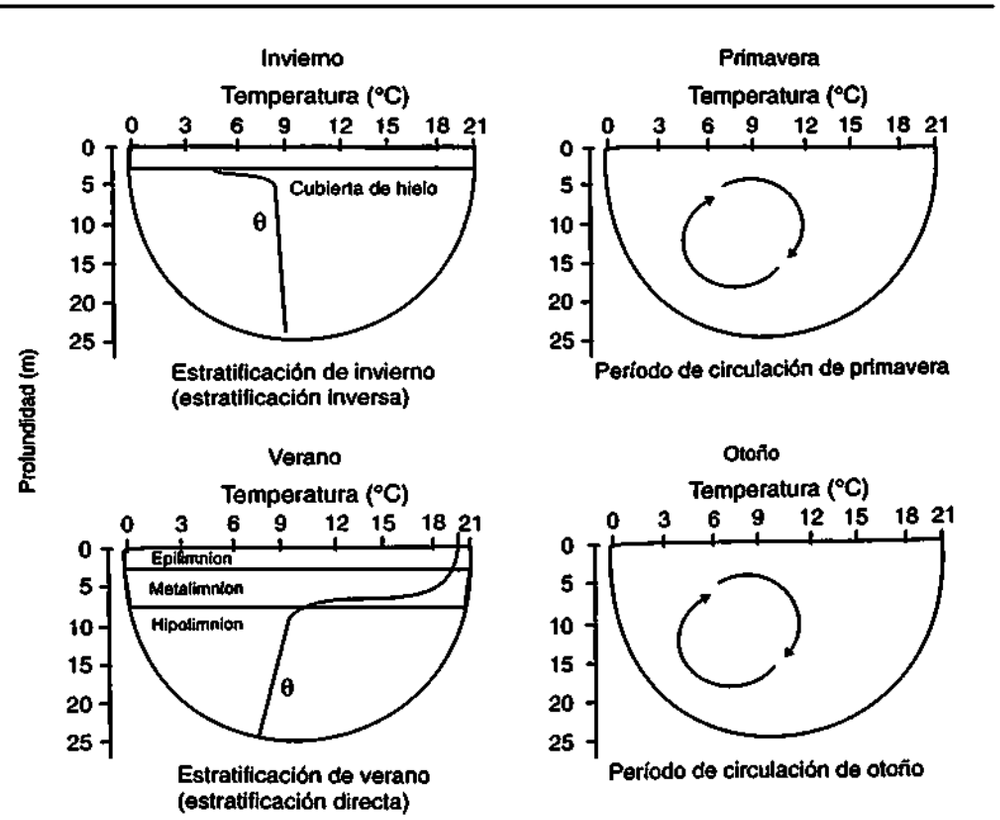


Figura 8.16 Alternancia de períodos de estratificación y mezcla en lagos dimícticos de zona templada

Estratificación térmica en lagos de regiones tropicales

Las regiones tropicales o ecuatoriales, por la inclinación del eje de la Tierra con relación al del Sol, reciben una cantidad de radiación más o menos constante a lo largo de todo el año, variando esta con la altura sobre el nivel del mar. De acuerdo con lo anterior, en la región tropical se originan pisos térmicos que varían de acuerdo con la altura sobre el nivel del mar (msnm) y el promedio de temperatura en cada piso.

Más exactamente, de acuerdo con Holdridge (1978), en los trópicos existen los siguientes pisos térmicos:

Piso cálido o tropical: se extiende desde 0 hasta 1.000 msnm, con una temperatura ambiente superior a 24 °C durante todo el año.

Piso templado o premontano: va de 1.000 a 2.000 msnm, con temperaturas que varían a lo largo del año entre 17,5 y 24,0 °C.

Piso frío o montano bajo: se extiende desde 2.000 a 3.000 msnm, con temperaturas que varían entre 12,0 y 15,5 °C.

Piso páramo o montano: con alturas entre 3.000 y 4.000 msnm y un rango de temperaturas entre 6 y 12,0 °C.

Piso alpino: con alturas entre 4.000 y 5.000 msnm y temperaturas permanentes por debajo de 6 °C.

Piso nival: con alturas por encima de 5.000 msnm y temperaturas por debajo de 3 °C.

Lo anterior muestra cómo los lagos en los trópicos están sometidos a un régimen de temperaturas que varía muy poco en promedio a lo largo del año, pero sí con la altitud, por lo que se habla de lagos de aguas cálidas, templadas y frías.

Como se vio en el capítulo 4, los lagos en el neotrópico no son abundantes; sin embargo las ciénagas los representan en el piso cálido. En los demás pisos térmicos, especialmente entre 2.000 y 4.000 msnm, en los pisos térmicos frío y páramo, es donde se localizan

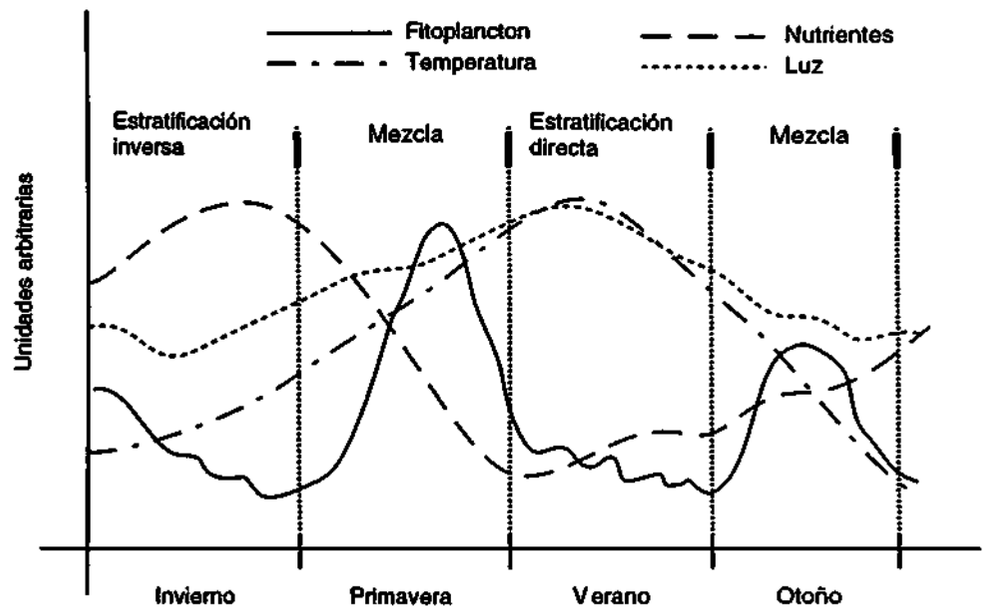


Figura 8.17 Incidencia de la temperatura y la radiación en la producción primaria en lagos dimícticos de zonas templadas

la mayoría de los lagos naturales tropicales. Ya que estos dos tipos de ecosistemas lenníticos tienen orígenes, temperaturas y profundidades diferentes, se tratarán a continuación de forma separada.

Ciénagas en el piso térmico cálido tropical: la mayoría de las ciénagas de regiones tropicales presentan profundidades reducidas, apenas de unos pocos metros. Además, las variaciones diarias de temperatura ambiente son mayores que las del agua, por lo que es común observar estratificaciones y desestratificaciones diarias en la columna de agua. Estas estratificaciones se desarrollan durante el día por la entrada de energía calórica, pero en la noche, ocurre desestratificación, por pérdida convectiva de calor a la atmósfera. Este proceso de desestratificación térmica en estos cuerpos de agua se debe básicamente a sus características morfométricas que facilitan el trabajo del viento y a las fuerzas convecccionales. Este proceso, de la forma descrita, ocurriría en una ciénaga aislada, es decir, sin entradas de agua que ayuden a mezclarla.

Esteves (1998) menciona el hecho de que en lagos tropicales poco profundos se observan frecuentemente extensas zonas invadidas por densas comunidades de macrofitas acuáticas. En estas condiciones, se pueden observar grandes diferencias en la estructura térmica del lago por la reducción de la acción del viento y por la conservación de calor en el agua debida a la masa de vegetación. Ducharmé (1975) encontró en la ciénaga del Man, en el río Cauca (Colombia) (de 2,7 m de profundidad), una temperatura que variaba en zona de aguas abiertas de 29,5 °C en la superficie a 27,4 °C en el fondo; mientras que en la misma ciénaga, en una zona con vegetación de fondo, la variación de temperatura fue de 30,0 °C en la superficie a 28,0 °C en el fondo (véase figura 8.18). El mismo autor halló variaciones verticales de temperatura en dos ciénagas (Ayapel y El Guájaro, al norte de Colombia) a lo largo del día, y observó una leve estratificación térmica hacia las 16:00 horas.

Un patrón de variación similar al encontrado por Ducharmé en estas ciénagas fue hallado por Ramírez y Díaz (1995) en una laguna urbana somera, la laguna del Parque Norte en Medellín, Colombia. En este cuerpo de agua con una profundidad media de 1,60 m se realizó un seguimiento a la variación diaria del perfil térmico en cuatro períodos del año (dos en época seca, uno en época de lluvias y otro en un período de transición) a cada 0,25 m. Los cambios de temperatura se acompañaron de los de la RTR, con la finalidad de observar de manera más contrastante dichas variaciones durante el día (véase figura 8.19).

Según el Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras —Himat— (1984), solo en Colombia existen 1.938 ciénagas que ocupan 478.419 ha, por lo que se infiere que aún falta mucho por conocer acerca del funcionamiento de estos ecosistemas en el neotrópico. Pero lo más probable es que los picos de productividad en estos ecosistemas no estén gobernados por los cambios en la estratificación térmica del agua, sino por las épocas de lluvia y sequía, cuando el aporte alternado de sedimentos y dilución de nutrientes, unidos a las variaciones en la transparencia del agua, permiten una mayor o menor productividad, acorde con la época del año.

Cuando una ciénaga está suficientemente protegida contra la acción del viento puede desarrollar una estratificación, pero aún así, no será estable, pues durante la noche se mezclará por el enfriamiento nocturno (enfriamiento conveccional o evaporativo).

Lagos y lagunas en los pisos frío y páramo: a diferencia de las ciénagas, los lagos de alta montaña en los pisos frío y de páramo son menos abundantes, siendo la mayoría de origen glaciar, volcánico o tectónico. Muchos de estos lagos son más profundos (67 m, lago de La Tota y 70 m La Cocha, Colombia), con temperaturas del agua que varían entre 12 y 15 °C.

Estos lagos están clasificados como polimícticos fríos, por lo que nunca se estratifican. Mediciones hechas durante dos años consecutivos, por Ducharmé (1975) en el lago La Tota, Colombia, localizado a 3.015 msnm, muestran

una casi total homotermia en una columna de 50 m de profundidad (véase figura 8.20). A causa de su origen, de la situación geográfica y la poca o nula influencia del hombre, estos lagos son muy oligotróficos, por lo que su productividad es generalmente muy baja.

Estudios limnológicos completos de estos lagos aún son poco conocidos. Algunos de estos han sido realizados por Ducharmé (1975), Ruiz *et al.* (1984), Narváez (1984), Barón y Gavilán (2004), Menjura *et al.* (2004) y Pineda y Aranguren (2004), entre otros.

Ruttner (1975) afirma que a medida que nos acercamos a los trópicos es menor la variación anual de temperatura, tanto del aire como del agua y, por tanto, más reducida la diferencia de temperatura entre la superficie y el fondo de los lagos tropicales. Numerosas mediciones hechas en ciénagas y embalses tropicales han demostrado la existencia de variaciones de unos pocos grados a lo largo del año (Ducharmé, 1975). Igualmente, la variación de temperatura de la superficie al fondo en columnas de agua de hasta 50 m de profundidad en los lagos de alta montaña tropicales, muestra gráficas prácticamente ortógradas (Ducharmé, 1975). El lago Titicaca en Bolivia, situado a 3.800 msnm, presenta temperaturas superficiales que varían entre 10,1 y 12,5 °C, y en el fondo, entre 9,4 y 11,4 °C. Podría concluirse, entonces, que una característica de los lagos tropicales es presentar temperaturas más o menos uniformes a lo largo del año y muy poca variación de la misma de la superficie al fondo. Sin embargo, esto no implica la ausencia de estratificación

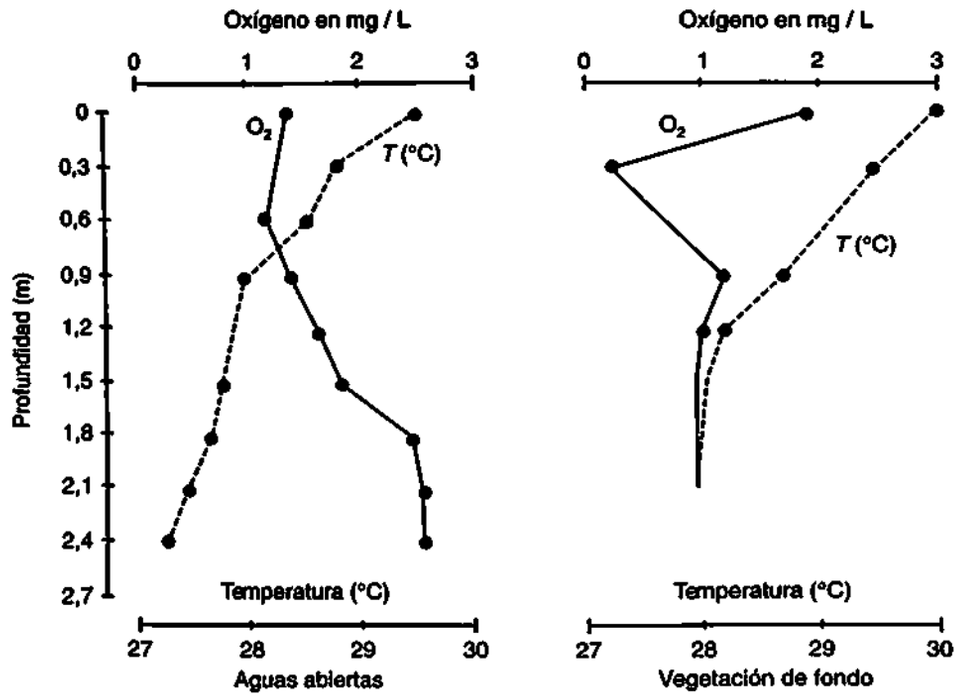


Figura 8.18 Series verticales de temperatura y oxígeno tomadas el 28 de octubre de 1974 a las 12:00 m. con un nivel alto de agua en la ciénaga del Man, río Cauca (Colombia)

Fuente: tomada de Ducharmé (1975).

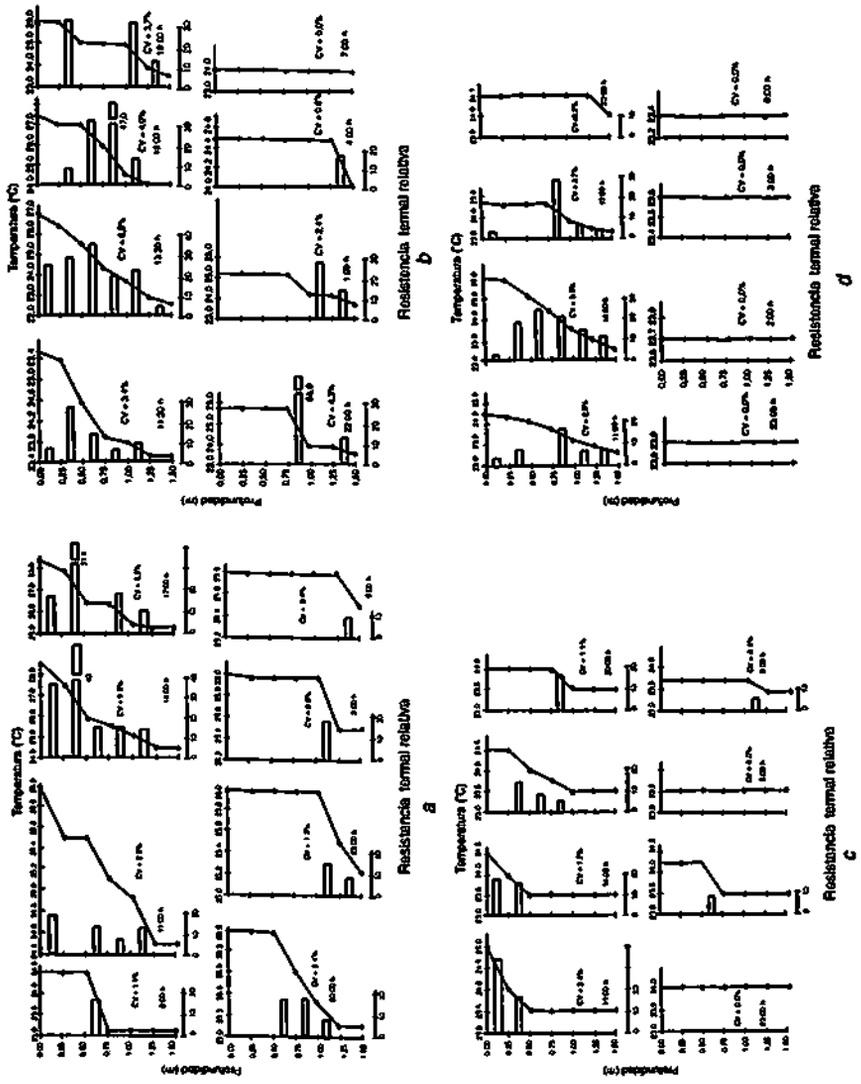


Figura 8.19 Variación nictemeral de los perfiles de temperatura del agua y la resistencia termal relativa (RTR) a la mezcla en cuatro períodos del año en la laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia). *a.* 30 de abril de 1991; *b.* 19 de julio de 1991; *c.* 18 de octubre de 1991; *d.* 13 de diciembre de 1991.

Fuente: tomada de Ramírez y Díaz (1995).

térmica ni de períodos de estabilidad, pero sí la de redefinir el concepto de termoclina, como aquel plano dentro del metalimnion en el cual se sitúa un gradiente térmico entre 0,2 y 0,5 °C, según se mencionó. Esta diferencia de temperatura es suficiente para originar una estratificación térmica estable en ecosistemas acuáticos con altas temperaturas y protección física o natural contra la acción del viento; no hay necesidad de grandes diferencias de temperatura en las capas sucesivas para que ocurra una estratificación térmica duradera de la columna de agua.

En lagos tropicales profundos situados también en el piso cálido puede desarrollarse una estructura vertical similar a la de los lagos de zonas templadas. Estudios realizados por Lewis (1983) en el lago Valencia (Venezuela), situado a 420 msnm y con una profundidad media de 19 m, demostraron que se trata de un lago monomíctico caliente, con un período anual de circulación bien definido. El período de estratificación es, por tanto, muy largo, lo que implica una fuerte reducción de nutrientes en la zona eufótica, por el extenso período de estabilidad térmica. La figura 8.21 muestra los perfiles de temperatura mensuales tomados en el lago Valencia durante los años 1977 y 1978 (Lewis, 1983).

Schiemer y Boland (1996) y otros muchos autores son reiterativos en afirmar que no existen datos que sugieran que cualquier variable limnológica se comporta de manera opuesta en lagos templados y tropicales. Estos

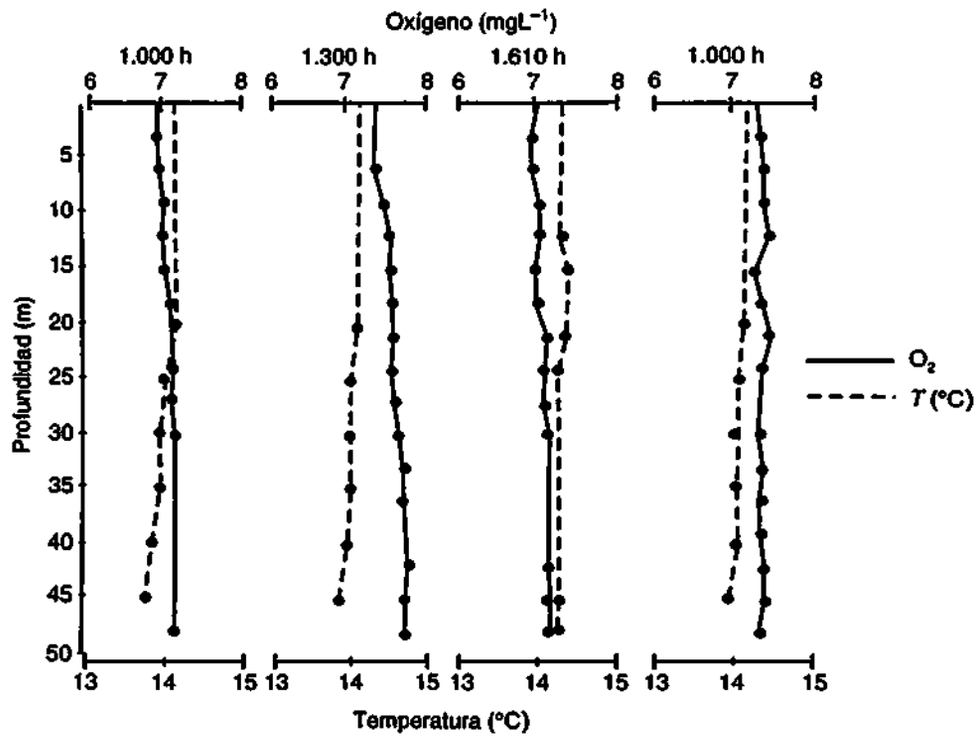


Figura 8.20 Distribución vertical diaria del oxígeno disuelto y la temperatura en el lago de La Tota, Pasto, Colombia

Fuente: tomada de Ducharmé (1975).

autores citan, además, cuatro categorías generales en una de las cuales se ubica el patrón de cambio observado para variables individuales a través de un gradiente desde las latitudes templadas hasta las tropicales. Estas son: 1. aquella en la cual las variables muestran relaciones idénticas en sistemas templados y tropicales; 2. la categoría en que las variables presentan relaciones similares, pero valores absolutos significativamente diferentes entre ambos sistemas; 3. la que muestra variables que exhiben gradientes suaves de cambio de una zona a otra; y 4. aquella en que las variables presentan cambios repentinos a lo largo del gradiente latitudinal.

Mientras el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos lenníticos en las zonas templadas se ha asociado principalmente a cambios estacionales en la temperatura y en la irradiación, en los trópicos dicho funcionamiento parece estar más asociado a los denominados *factores directrices proximales*, correspondientes al viento y a la pluviosidad (Lewis, 1987). En 1996, este último autor postuló que en los trópicos el período de mezcla coincide con el solsticio de invierno hemisférico, lo cual implica un fuerte gradiente latitudinal en la irradiación mínima como la mayor causa de periodicidad en esta zona. Aunque este autor insiste en que los lagos tropicales y templados se distinguen más por sus diferencias en la irradiación anual mínima que en las de irradiación anual máxima, no desconoce la importancia de otros factores, pues se refiere a que algunos lagos tanto naturales como artificiales muestran patrones estacionales que no se originan en los cambios de irradiación, sino en factores hidráulicos (los embalses y los lagos situados en planicies de inundación) y en el efecto del viento (algunos lagos ecuatoriales africanos).

En Colombia existe una profunda carencia de información sobre el comportamiento de los ecosistemas acuáticos, llámense naturales o artificiales. Esta información, cuando existe, es tan difusa y fragmentaria que es difícil de usar, pues es costumbre muy difundida realizar estudios esporádicos, carentes de continuidad y sin métodos estandarizados, lo cual dificulta la comparación de los datos hallados por diferentes investigadores (Ramírez, 1989).

Clases de lagos según su estratificación térmica

Los tipos de estratificación varían de acuerdo con el clima, la morfología, la profundidad y la composición química de los lagos, así como también con su posición geográfica. Existen dos tipos generales de lagos: los *holomícticos*, que son aquellos que por lo menos una vez sufren de mezcla total de su columna de agua; y los *meromícticos*, que no se mezclan nunca hasta el fondo.

Lagos holomícticos: fueron clasificados por Forel (1901) en tres tipos: *a.* lagos templados, que presentan períodos regulares y alternados de estratificación y circulación; *b.* lagos tropicales, que presentan estratificación directa y continua, cuyas temperaturas nunca bajan de 4 °C; y *c.* lagos polares, que presentan una estratificación inversa y tienen temperaturas por debajo de 4 °C. Esta clasificación dejó de ser válida, porque, por ejemplo, algunos lagos de Escocia y otras partes templadas del mundo tienen este tipo de régimen tropical. Actualmente, los lagos tropicales se denominan lagos cálidos tropicales, basándose en una definición de temperatura en grados centígrados mínima de 10 °C durante condiciones normales y un promedio anual máximo de 15 °C (Salas y Martino, 1988).

Numerosas investigaciones realizadas en las últimas décadas han demostrado la existencia de una mayor diversificación de tipos de lagos que la propuesta por Forel (1901). Hutchinson y Loffler (1956) y Hutchinson (1957) propusieron la siguiente clasificación, basada en patrones de circulación de amplia aceptación hoy día. Es de anotar que este último autor cambió los nombres de los tres tipos propuestos por Forel por los de monomícticos fríos, dimícticos y monomícticos cálidos.

Lagos amícticos: permanecen la mayor parte del año cubiertos por una capa de hielo. Están localizados en el cinturón Antártico y

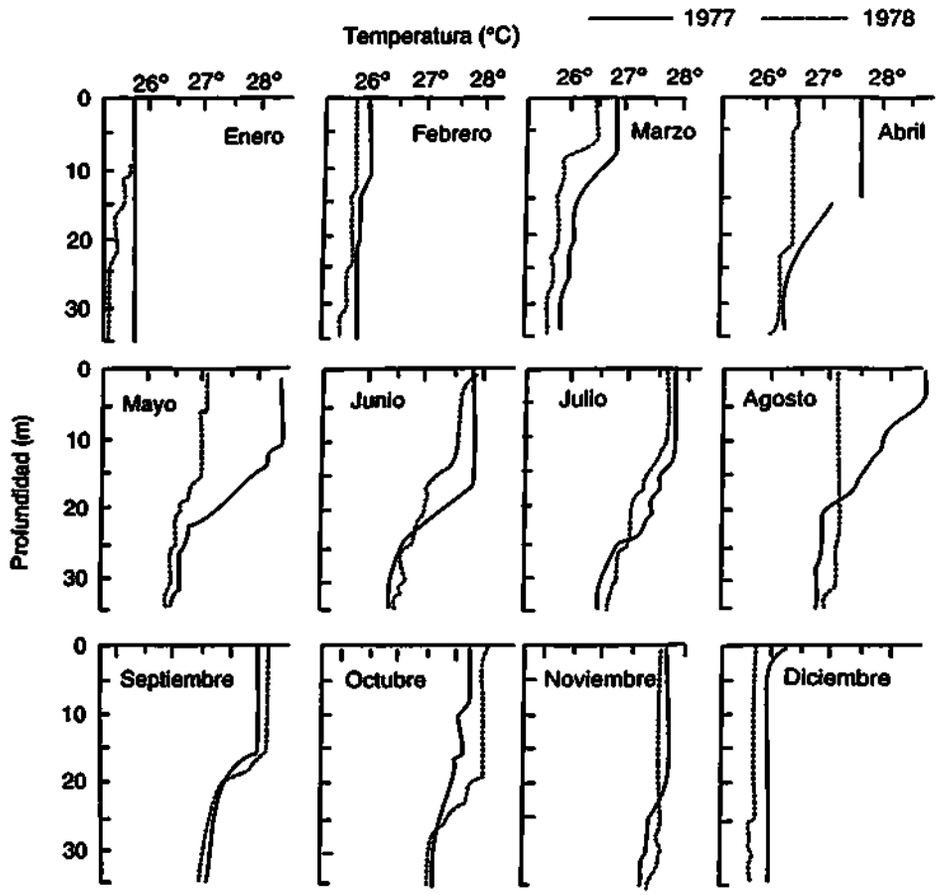


Figura 8.21 Perfiles de temperatura en la última semana de cada mes en el lago Valencia, Venezuela

Fuente: tomada de Lewis (1983).

algunas pocas excepciones se encuentran en las altas montañas (incluyendo los Andes) y en el Ártico. El término *amixis* se refiere a lagos cuyas aguas nunca circulan. Se han registrado lagos amícticos con profundidades hasta de 280 m, sellados por capas de hielo hasta de 4 m de espesor (Cole, 1983). La estratificación desarrollada es del tipo inversa.

Lagos monomícticos fríos: lagos con temperatura nunca superior a 4 °C. Circulan solo una vez al año, durante el verano. Este tipo de lagos se encuentra en el Ártico y en las altas montañas. El período sin cubierta de hielo es muy corto, generalmente de 4 a 6 semanas, incluso, en algunos años, no hay deshielo.

Lagos monomícticos calientes: son lagos de latitudes más cálidas, en los cuales la temperatura nunca baja de 4 °C. Presentan estratificación en verano y circulación en invierno. Es el tipo más común de estratificación.

Este tipo de lagos se encuentra en regiones templadas cálidas y en algunas regiones montañosas ecuatoriales. Son considerados los lagos grandes de las zonas templadas, los cuales no forman hielo en la superficie por la gran cantidad de calor que acumulan a causa de su extensión. En esta clasificación se localizan también los lagos tropicales grandes de altura, como el Titicaca a 4.000 msnm y algunos de baja altitud como el Valencia en Venezuela.

Lagos dimícticos: típicos de zonas templadas, con dos períodos de circulación, uno en primavera y otro en otoño, y estratificación directa en el verano. Son los lagos mejor conocidos y estudiados en Norteamérica y Europa. Las implicaciones de estos dos períodos de circulación en la productividad fueron ampliamente discutidos en este capítulo.

Lagos oligomícticos: térmicamente muy estables, a causa de amplias diferencias de densidad en el agua, por lo que casi nunca se presenta en ellos una circulación completa. Se localizan en las bajas alturas ecuatoriales. Poseen pocos períodos de circulación a intervalos irregulares causados por los fuertes enfriamientos ocasionales en la superficie. Entre ellos figuran los lagos Tanganica y Edward. Existen en realidad pocos lagos oligomícticos, ajustándose a este tipo aquellos muy cercanos a la zona ecuatorial, con áreas pequeñas y muy encerrados entre montañas, lo que los protege de la acción del viento.

Lagos polimícticos: presentan frecuentes o continuos períodos de circulación. Se dividen en polimícticos fríos y cálidos. Los lagos polimícticos fríos circulan permanentemente a temperaturas cercanas a 4 °C. Se encuentran en las altas montañas ecuatoriales y la circulación continua se debe a que durante el día ganan mucho calor, pero lo pierden rápidamente durante la noche. Numerosos lagos localizados en las partes altas de los Andes están dentro de esta categoría.

Los lagos polimícticos cálidos circulan frecuentemente a temperaturas muy superiores a 4 °C. Las variaciones de temperatura anual son muy pequeñas, y el calentamiento diurno seguido del rápido enfriamiento nocturno, conjugados a veces con el viento, rompen fácilmente la débil estratificación que se forma por períodos cortos. A esta categoría pertenecen las ciénagas y lagunas tropicales. El lago George en Uganda es el lago clásico de este tipo. Un ejemplo en Colombia es la laguna de Chingaza, la cual se mezcla en la época de lluvias por enfriamiento de la atmósfera y de la temperatura de los afluentes. El viento no cumple un papel importante en su mezcla.

La figura 8.22 muestra un arreglo esquemático latitudinal y altitudinal de los tipos de lagos discutidos. Lo anterior es solo una generalización y obviamente habrá cantidades de excepciones que se presenten en regiones geográficas, aún poco estudiadas, como las tropicales.

Lagos meromícticos: en ellos la circulación es incompleta, es decir, solo circula la masa de agua superior, no la inferior. Hutchinson (1937) llamó a la capa superior *mixolimnion* y Findenegg (1935) llamó a la inferior, no circulante y anaeróbica, *monimolimnion* (del griego *μονιμος:* perdurar, continuar). Estas dos capas de agua están separadas por un gradiente de salinidad llamado *quimioclino*, ya que dicha estratificación se debe a sustancias químicas. A diferencia de la termoclina, el quimioclino favorece una estratificación casi permanente del lago. El lago Lagsee (Austria) es meromíctico; en él se considera que no ha habido mezcla entre la capa superior e inferior en por lo menos dos mil años. Los lagos meromícticos se dividen en tres tipos de acuerdo con su origen, veamos:

- *Meromixis biogénica:* se refiere a lagos meromícticos en los cuales hay en el monimolimnio una acumulación de sustancias derivadas de descomposición bacteriana y precipitación de carbonatos por actividad fotosintética. A menudo pueden encontrarse igualmente concentraciones elevadas de H_2S, como producto de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica. El lago Tanganica, en África, con una profundidad máxima de 1.430 m, permanece estratificado desde los 200 m hasta el fondo, con solo períodos de circulación ocasional cada diez años o más en las capas intermedias, pero nunca en las profundas.

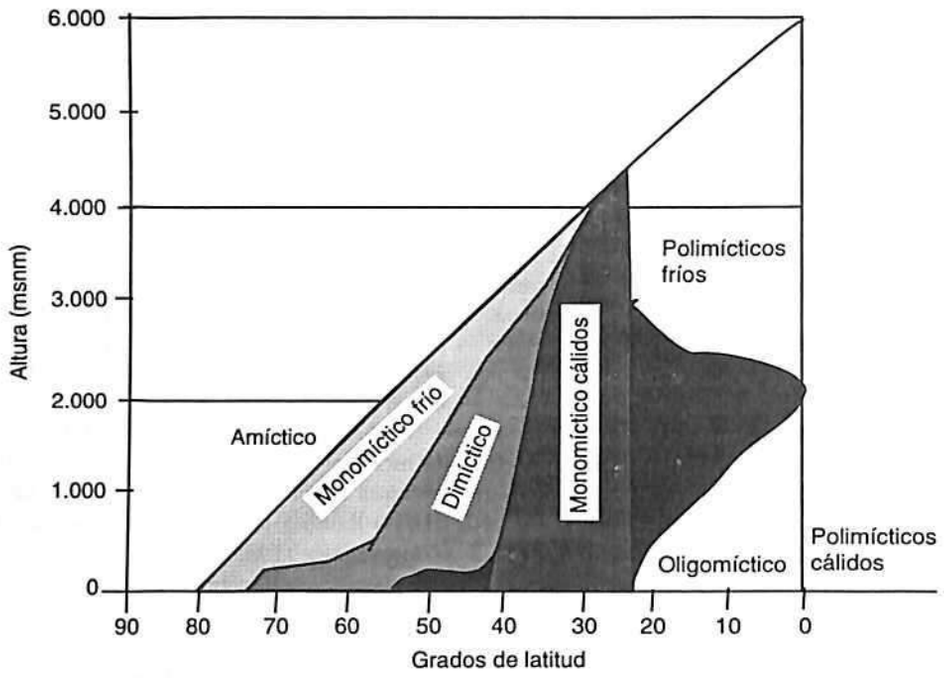


Figura 8.22 Representación esquemática de acuerdo con la clasificación térmica de los lagos organizados según latitud y altitud

Fuente: tomada de Wetzel (1983).

- *Meromixis ectogénica:* se presenta cuando un lago de agua dulce recibe una corriente salina o un lago salino recibe una corriente de agua dulce. El resultado es la formación de una capa superficial menos densa y salina, y una profunda (monimolimnio) más densa y salina. Este caso es muy frecuente en lagunas costeras, donde ocasionalmente pueden llegar aguas marinas por la acción de fuertes oleajes. En los estuarios este fenómeno es rutinario.
- *Meromixis crenogénica:* se presenta cuando penetra en un lago una fuente de agua salada subterránea; el agua salada desplaza el mixolimnio y la localización del quimiolimnio depende de su tasa de entrada, de la diferencia de densidades del agua y de la acción del viento sobre el mixolimnio.

Clasificación de los lagos según Lewis

Lewis Jr. (1983) presentó una clasificación revisando la de Hutchinson y Löeffler (1956). Los motivos por los cuales justifica esta nueva propuesta son: 1. exclusión de lagos poco profundos, pues la clasificación de Hutchinson y Löffler está propuesta para lagos con profundidad suficiente para estratificarse; 2. la relación poco satisfactoria entre la meromixis y los seis tipos básicos de lagos propuestos inicialmente (amícticos, monomícticos fríos, dimícticos, monomícticos cálidos, oligomícticos y polimícticos); 3. el tratamiento especulativo de los lagos tropicales, ya que Hutchinson y Löeffler (1956) predijeron que en los trópicos la polimixis dominaría en las

partes altas, la oligomixis en las bajas y la monomixis cálida entre estas; 4. las dificultades en la clasificación de los lagos fríos a causa de la frontera de los 4 °C para los lagos monomícticos fríos; 5. el término "mezcla" es usado por Hutchinson y Löffler en el sentido de la homogeneización completa de la columna de agua, despreciando el efecto de la turbulencia profunda o del engrosamiento de la capa de mezcla, tan importantes en los lagos tropicales; y 6. subestimación de la importancia de la estacionalidad para los lagos tropicales, la cual a pesar de ser comparativamente baja en los trópicos, existe en función de ciclos anuales definidos que afectan la insolación, la temperatura del aire, la fuerza del viento, la humedad y la pluviosidad. En los lagos, estos ciclos meteorológicos regulares inducen patrones anuales que en los últimos años han sido ampliamente demostrados. La revisión presentada por Lewis no introduce cambios en la terminología ni en los conceptos de la clasificación original, pero remedia en buena parte las deficiencias presentadas por la misma y poco a poco sustituye a las anteriores (véase figura 8.23). La clasificación propuesta es esta:

- *Amícticos:* lagos siempre cubiertos de hielo.
- *Monomícticos fríos:* lagos cubiertos de hielo la mayoría del año, libres de hielo durante la estación cálida. Nunca la temperatura supera 4 °C.
- *Polimícticos fríos continuos:* lagos cubiertos de hielo la mayor parte del año, excepto durante la estación cálida, por encima de 4 °C y estratificados casi diariamente durante ella.
- *Polimícticos fríos discontinuos:* lagos cubiertos de hielo sólo durante parte del año, libres de hielo cuando alcanzan temperaturas por encima de 4 °C; estratificados durante la estación cálida, por períodos de varios días a semanas, pero con intervalos de interrupción por la mezcla.
- *Dimícticos:* cubiertos de hielo parte del año; estratificación estable solo parte del año, pero con mezclas en las transiciones entre estos dos estados.
- *Monomícticos cálidos:* lagos nunca cubiertos de hielo; estratificación estable parte del año; mezclados una vez por año.
- *Polimícticos cálidos discontinuos:* lagos que nunca presentan una cubierta de hielo; estratificados por días o semanas, pero mezclándose más de una vez por año.
- *Polimícticos cálidos continuos:* lagos sin cubierta de hielo; estratificados durante pocas horas.

Existe, además, un término que ha sido poco tratado en los libros clásicos de limnología; nos referimos a la *atelomixis* (*atelos:* incompleto, *mixis:* mezcla), propuesto por Lewis (1973). La atelomixis puede ser completa y parcial: es completa cuando el lago se estratifica y desestratifica de la superficie al fondo en 24 horas; y parcial, cuando la mezcla diaria está restringida al epilimnion, ya que generalmente una termoclina primaria impide que la mezcla progrese hacia abajo. La atelomixis completa puede observarse durante el período húmedo de la zona tropical y la parcial ocurre comúnmente en toda la zona tropical (Talling y Lemoalle, 1998).

En el embalse La Fe se presenta atelomixis parcial. En muestreos de 24 horas realizados por Córdoba en el período 2003-2004, se encontró que en la presa del embalse la columna de agua permanecía estratificada todo el tiempo de estudio y la estabilidad térmica se restringía a los primeros 2-4 m de la columna de agua. Perfiles mensuales efectuados en el mismo sitio por Hernani y Ramírez en 1998, mostraron el mismo patrón térmico (véase figura 8.14).

Desde el punto de vista hidrodinámico, la atelomixis se diferencia de los tipos clásicos de estratificación porque se origina bajo el efecto de las corrientes conveccionales repetidas diariamente, mientras que los demás se deben a los cambios estacionales en la fuerza del viento (Barbosa y Padisák, 2002).

En la atelomixis se presentan termoclinas primarias y secundarias. La termoclina primaria o parental designa la profundidad hasta la cual el viento mezcla y forma una columna isotérmica (el epilimnion), mientras que la termoclina secundaria indica la capaci-

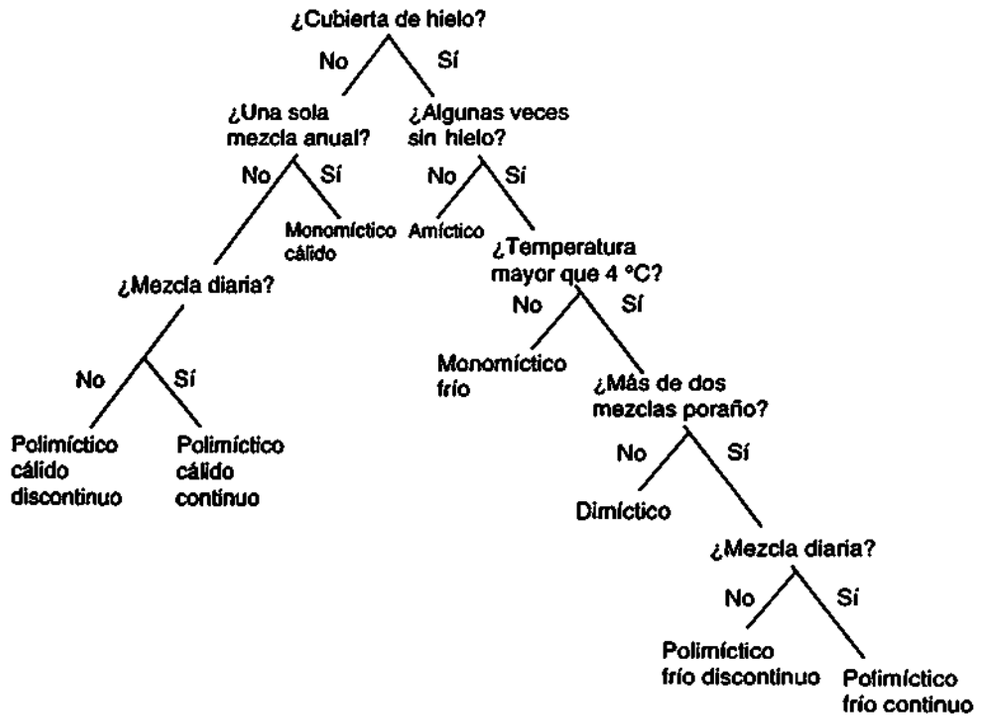


Figura 8.23 Clave dicotómica para clasificar lagos según su patrón de mezcla

Fuente: tomada de Lewis (1983).

dad mezclante de las corrientes convectivas a causa del enfriamiento nocturno (atelomixis parcial) (Barbosa y Padisák, 2002).

Según Esteves (1998) la atelomixis puede ocurrir en cualquier latitud y está ligada a tres aspectos: 1. cuando la termoclina original no está muy acentuada, 2. cuando la fuerza del viento no es lo suficientemente poderosa para mezclar la masa de agua que comprende el epilimnion, y 3. cuando se dan pérdidas acentuadas de calor desde la superficie hacia la atmósfera durante la noche.

En el lago Valencia, en Venezuela, la discontinuidad térmica superficial alcanza 5 m y la mezcla diaria en ellos es ocasionada por el enfriamiento nocturno en condiciones relativamente calmas. Incrementos considerables de viento o enfriamiento podrían requerirse para uniformar el epilimnion hasta la profundidad de la termoclina parental o primaria a 28 m. Es únicamente bajo esta profundidad que se presentan condiciones anaeróbicas (véase figura 8.24) (Lewis y Weibezhan, 1976).

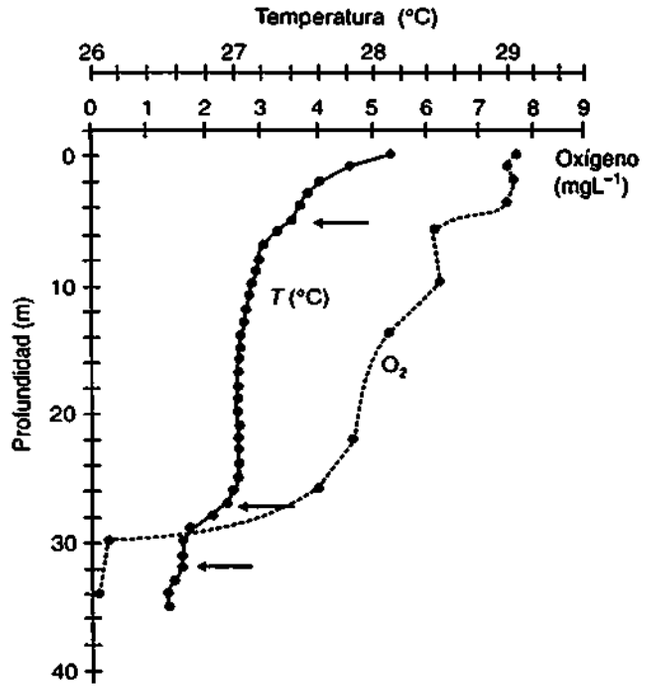


Figura 8.24 Termoclinas múltiples (indicadas por flechas) en el Lago Valencia, Venezuela

Fuente: tomada de Lewis y Weibezhan (1976).

9

Gases disueltos en el agua: el oxígeno disuelto

Provienen del aire o de las actividades metabólicas de los organismos. Los más importantes en el agua son: el oxígeno, el nitrógeno, el dióxido de carbono, el ácido sulfhídrico y el metano. De estos, el nitrógeno y el oxígeno son los más abundantes en la atmósfera, como se ve en la tabla 9.1. En esta tabla se observa que la concentración de CO_2 en el agua es 28 veces menor que la del argón. Sin embargo, la concentración de CO_2 disuelto en el agua es mayor que la del argón, a causa de su mayor solubilidad (aproximadamente 15 veces superior).

La solubilidad de los gases en el agua se rige por la ley de Henry. Es función de las características individuales del gas modificadas por la presión atmosférica a una altura determinada, de la temperatura y la salinidad. Esta ley se refiere a que, a temperatura constante, la cantidad de gas absorbida por un volumen dado de líquido es proporcional a la presión (en atmósferas) que ejerce el gas:

$$C = k \times p,$$

donde:

C, la concentración del gas (en $mgkg^{-1}$, micromolesL^{-1}, milimolesL^{-1}, mgL^{-1} o mlL^{-1}) que se disuelve bajo condiciones determinadas.

p es la presión parcial que ejerce el gas; por ejemplo, para el oxígeno bajo condiciones estandar es 0,21 y para el N_2 es 0,78, y

k es el factor o coeficiente de solubilidad, diferente para cada gas.

Al agua que contiene la máxima concentración de gas que puede adquirir mediante solubilidad, se dice que está saturada o en equilibrio con él. Sin embargo, las condiciones de equilibrio son difíciles de alcanzar, puesto que si las tasas de consumo y producción exceden las de intercambio atmosférico puede producirse déficit o sobresaturación del gas.

Tabla 9.1 Composición gaseosa de la atmósfera en porcentaje por volumen

Gas	*Porcentaje*
Nitrógeno	78,08
Oxígeno	20,95
Argón	0,93
CO_2	0,033

Oxígeno disuelto

Después de la temperatura, el oxígeno es uno de los factores más importantes que debe ser medido en el agua. Sólo tiene valor si se mide con la temperatura, para poder así establecer el porcentaje de saturación (véase figura 9.1). Las fuentes de oxígeno son la precipitación pluvial, la difusión del aire en el agua, la fotosíntesis, los afluentes y la agitación moderada.

El consumo de oxígeno ocurre por respiración de plantas y animales, las demandas bioquímica (soluble y fina/particulada y suspendida), química y bentónica de oxígeno, los afluentes, la agitación excesiva (induce pérdida de oxígeno y otros gases; por ejemplo, en las cascadas frías, la concentración de oxígeno es menor que la esperada), la extensión del período de estratificación térmica y el sedimento.

En general, el principal factor de consumo de oxígeno libre es la oxidación de materia orgánica por respiración a causa de microorganismos descomponedores (bacterias heterotróficas aerobias). La materia orgánica contenida en los desechos puede presentarse: 1. en forma de suspensión gruesa, la cual se sedimenta y pasa a hacer parte del sedimento; 2. en forma de suspensión fina y de manera disuelta, que no se sedimentan, sino que permanecen en la masa líquida.

En los lagos de baja productividad, la mayoría de la materia orgánica se descompone antes de llegar al fondo; por tanto, no hay gasto de oxígeno del hipolimnion. En lagos con alta concentración de compuestos húmicos, hay subsaturación de oxígeno, aun en el epilimnion.

Existe, además, consumo de oxígeno por oxidación química de materia orgánica u oxidación fotoquímica por luz ultravioleta.

Balance de oxígeno

Es el equilibrio entre las fuentes de consumo *(Tc)* y las de producción *(Tp)*. Si *Tc* es mayor que *Tp* entonces la concentración de oxígeno disminuye; si ocurre lo contrario, la concentración de oxígeno se incrementa.

Los principales fenómenos que interactúan en el balance de oxígeno disuelto (OD) son: la reaireación, la fotosíntesis, la demanda

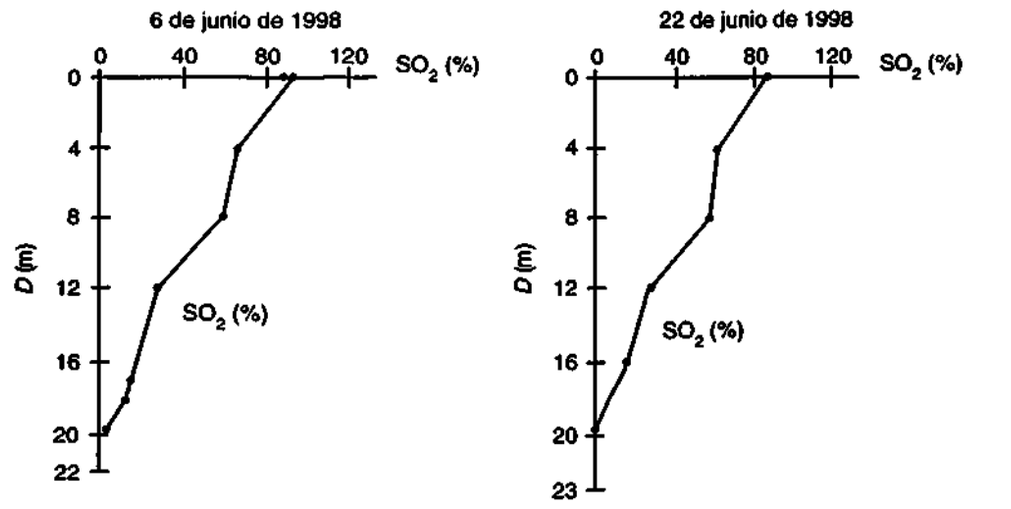


Figura 9.1 Variación del porcentaje de saturación de oxígeno al disminuir la temperatura con la profundidad en la presa del embalse La Fe, Antioquia (Colombia)

Fuente: tomada de Ramírez y Hernani, datos sin publicar.

bioquímica soluble y fina/particulada (oxidación), la demanda béntónica, la demanda bioquímica suspendida (sedimentación) y la nitrificación. Existen modelos matemáticos que incorporan todas las variables anteriores en el balance de OD; sin embargo, los dos factores principales son el consumo por oxidación de materia orgánica y la producción por reaireación atmosférica.

La solubilidad del oxígeno en el agua depende principalmente de la temperatura, la presión atmosférica, la salinidad, la contaminación, la altitud, las condiciones meteorológicas y la presión hidrostática:

La temperatura: a mayor temperatura, y dejando constante *p* en la fórmula de la ley de Henry, ocurre menor solubilidad de oxígeno. Esta disminución no es lineal, pues aumenta al disminuir la temperatura del agua; por ejemplo, a 760 mm Hg, 100% de humedad relativa y 0 °C se disuelven 14,6 mg de O_2L^{-1} de agua, equivalentes a 100% de saturación; a la misma presión y humedad relativa, a 5 °C se disuelven 12,78 mg de O_2L^{-1} equivalentes al 78% de oxígeno y a 30 °C se disuelven 7,59 mg de O_2L^{-1} de agua (véase tabla 9.2).

En conclusión, en los lagos tropicales, que presentan mayor temperatura que los de las zonas templada y polar, habrá menor concentración de oxígeno disponible. Además, en altas temperaturas, la solubilidad del oxígeno es muy baja y su demanda es mayor por el aumento de la tasa de oxidación biológica.

La presión atmosférica: a menor presión, menor solubilidad por disminución de la presión parcial del gas. El oxígeno es un gas pobremente soluble y su solubilidad varía directamente con la presión a cualquier temperatura dada y, consecuentemente, con la altitud (véase tabla 9.3).

Sin embargo, para hallar la concentración de un gas a una profundidad determinada, debe considerarse la suma de las presiones atmosférica e hidrostática, es decir, la presión real (P_z), la cual se expresa por medio de la siguiente ecuación:

$$P_z = P_0 + 0{,}0697z,$$

donde:

z es la profundidad en metros, P_0 la presión en la superficie y P_z es la presión real a la profundidad z. Lo anterior muestra la presión requerida para evitar la formación de burbujas que se elevan y escapan a la superficie. Muchos gases forman burbujas, pero los más activos son el oxígeno producido por la fotosíntesis, el metano y el ácido sulfhídrico provenientes de la descomposición anaeróbica.

La sobresaturación de oxígeno para la formación de burbujas debe ser muy alta, aumenta con la profundidad y debe vencer la resistencia de la P_z para alcanzar la superficie. Generalmente, el efecto de la presión hidrostática es ignorado y la saturación relativa se calcula únicamente teniendo en cuenta la presión en la superficie del agua. Por ejemplo, en el lago Black Forest, en Alemania, la profundidad fue disminuida en 30 m; en consecuencia, se redujo el valor de la P_z, lo que ocasionó un aumento de burbujas en todo el lago, ya que P_z disminuyó su valor en casi la mitad. En la superficie, los peces murieron por la llegada de estas burbujas al sistema sanguíneo.

La salinidad: a mayor salinidad ocurre una disminución exponencial de la concentración de oxígeno. La solubilidad del oxígeno a una temperatura dada decrece al pasar desde el agua dulce al agua estuarina o a la oceánica. En conclusión, como se observa en la tabla 9.4, al aumentar la concentración de minerales, disminuye la capacidad de absorber y retener O_2; por ejemplo, en comparación con el agua destilada, el agua de mar disminuye su capacidad de disolver oxígeno en un 18%, por los 35 g de sales diluidas por kilo presentes en ella.

En limnología se descuida la salinidad, porque se considera que su concentración en las aguas interiores es de 0%; no obstante, es muy importante en los lagos áridos.

Tabla 9.2 Solubilidad del oxígeno en agua en equilibrio con el aire a 760 mm Hg de presión y 100% de humedad relativa; unidades: mgL^{-1}.

Temperatura (°C)	*0,0*	*0,1*	*0,2*	*0,3*	*0,4*	*0,5*	*0,6*	*0,7*	*0,8*	*0,9*
0	14,60	14,56	14,52	14,48	14,44	14,40	14,36	14,33	14,29	14,25
1	14,21	14,17	14,13	14,09	14,05	14,02	13,98	13,94	13,90	13,87
2	13,83	13,79	13,75	13,72	13,68	13,64	13,61	13,57	13,54	13,50
3	13,46	13,43	13,39	13,36	13,32	13,29	13,25	13,22	13,18	13,15
4	13,11	13,08	13,04	13,01	12,98	12,94	12,91	12,88	12,84	12,81
5	12,78	12,74	12,71	12,68	12,64	12,61	12,58	12,55	12,52	12,48
6	12,45	12,42	12,39	12,36	12,33	12,29	12,26	12,23	12,20	12,17
7	12,14	12,11	12,08	12,05	12,02	11,99	11,96	11,93	11,90	11,87
8	11,84	11,81	11,78	11,76	11,73	11,70	1,67	11,64	11,61	11,58
9	11,56	11,53	11,50	11,47	11,44	11,42	11,39	11,36	11,34	11,31
10	11,28	11,25	11,23	11,20	11,17	11,15	11,12	11,10	11,07	11,04
11	11,02	10,99	10,97	10,94	10,91	10,89	10,86	10,84	10,81	10,79
12	10,76	10,74	10,72	10,69	10,67	10,64	10,62	10,59	10,57	10,55
13	10,52	10,50	10,47	10,45	10,43	1040	10,38	10,36	10,34	10,31
14	10,29	10,27	10,24	10,22	10,20	1018	10,15	10,13	10,11	10,09
15	10,07	10,04	10,02	10,00	9,98	9,96	9,94	9,92	9,89	9,87
16	9,85	9,83	9,81	9,79	9,77	9,75	9,73	9,71	9,69	9,67
17	9,65	9,63	9,61	9,59	9,57	9,55	9,53	9,51	9,49	9,47
18	9,45	9,43	9,41	9,39	9,37	9,36	9,34	9,32	9,30	9,28
19	9,26	9,24	9,23	9,21	9,19	9,17	9,15	9,13	9,12	9,10
20	9,08	9,06	9,05	9,03	9,01	8,99	8,98	8,96	8,94	8,92
21	8,91	8,89	8,87	8,86	8,84	8,82	8,81	8,79	8,77	8,76
22	8,74	8,72	8,71	8,69	8,67	8,66	8,64	8,63	8,61	8,59
23	8,58	8,56	8,55	8,53	8,51	8,50	8,48	8,47	8,45	8,44
24	8,42	8,41	8,39	8,38	8,36	8,35	8,33	8,32	8,30	8,29
25	8,27	8,26	8,24	8,23	8,21	8,20	8,18	8,17	8,16	8,14
26	8,13	8,11	8,10	8,08	8,07	8,06	8,04	8,03	8,01	8,00
27	7,99	7,97	7,96	7,94	7,93	7,92	7,90	7,89	7,88	7,86
28	7,85	7,84	7,82	7,81	7,80	7,78	7,77	7,76	7,74	7,73
29	7,72	7,70	7,69	7,68	7,66	7,65	7,64	7,63	7,61	7,60
30	7,59	7,57	7,56	7,55	7,54	7,52	7,51	7,50	7,49	7,47

La contaminación: a mayor contaminación, menor solubilidad. Esto se debe a que la contaminación agrega sustancias que llenarían el espacio que podría ser ocupado por las moléculas de oxígeno. Además, estas sustancias disminuyen en diferentes proporciones la concentración de oxígeno presente en el cuerpo de agua.

La altitud: por cada 100 m, la presión decrece entre 8 y 9 mmHg. En consecuencia, la concentración de gases disueltos disminuye aproximadamente en 1,4% por cada 100 m de altura, pero no de manera uniforme, así: de 0 a 600 m disminuye 4% por cada 300 m de altura; de 600 a 1.500 m, decrece aproximadamente 3% por cada 300 m, y entre 1.500 y 3.050 m, disminuye 2,5% por cada 300 m.

Tabla 9.3 Factores para corregir la presión parcial y la saturación relativa de gases a diferentes alturas

Altitud (m)	*Presión (mm Hg)*	*Factor parcial**	*Factor de solubilidad (k**)*
0	760	1,000	1,00
330	751	0,988	1,01
655	742	0,976	1,02
980	733	0,965	1,04
1.310	725	0,953	1,05
1.640	716	0,942	1,06
1.970	707	0,931	1,07
2.300	699	0,920	1,09
2.630	691	0,909	1,10
2.950	682	0,898	1,11
3.280	674	0,887	1,13
5.250	666	0,876	1,14
3.610	658	0,866	1,16
3.940	650	0,855	1,17
4.270	642	0,845	1,18
4.600	634	0,835	1,20
4.930	626	0,824	1,21
5.580	619	0,814	1,23
5.910	611	0,804	1,24
6.240	603	0,794	1,26
6.560	596	0,785	1,27
6.900	589	0,775	1,29
7.220	582	0,765	1,31
7.550	574	0,756	1,32
7.880	567	0,746	1,34
8.200	560	0,737	1,36
9.842	526	0,692	1,45

* *Factor parcial:* presión absoluta = (presión medida)/760.
** *k* = 760/presión absoluta medida.

Difusión de oxígeno del aire al agua

Involucra dos procesos: 1. un gradiente adecuado, es decir, diferencias parciales de presión de oxígeno entre la atmósfera y el agua; y 2. un flujo de gas (por difusión molecular solamente) a través de una capa limítrofe de un grosor específico.

En general, a mayor temperatura, mayor velocidad de difusión, pero de cualquier manera dicho fenómeno ocurre lentamente. Por ello, se considera que la difusión molecular del oxígeno dentro de un cuerpo es insignificante. En un lago imaginario, sin turbulencia y con una concentración de oxígeno de 10,29 mgL^{-1} en la superficie, se requerirían 638 años para que, a una profundidad de 10 m, se alcance una concentración de oxígeno de 11,0 mgL^{-1}. Esto se debe a que el oxígeno tiene una tasa de difusión a 24 °C de 2,3 × 10^{-5} cm^2s^{-1} (Gessner, 1955; Gessner y Vareschi, 1956).

En conclusión, la difusión del oxígeno depende de la turbulencia de la masa de agua y del equilibrio con el oxígeno atmosférico. La turbulencia incrementa la velocidad de difusión y mantiene el gradiente en la película superficial.

La difusión de oxígeno desde el aire hacia el agua puede evaluarse de esta forma:

$$F = D(C^* - C) / z,$$

donde:

F es la difusión,

D corresponde al coeficiente de difusión en cm^2s^{-1},

C^* es la concentración de oxígeno en mg^{-3} en agua saturada de oxígeno,

C es la concentración medida de oxígeno en mgm^{-3} en agua de la superficie y,

z es el grosor de la película superficial de agua, a través de la cual el oxígeno se difunde del aire hacia ella.

En condiciones de agitación alta z es 102 μm (micrómetros), bajo condiciones de agitación baja es 283 μm, y en lagos rasos sin agitación z corresponde a 600 μm. Según los autores antes mencionados, el coeficiente de difusión *(D)* depende de la temperatura y su valor se encuentra en tablas específicas (véase tabla 9.5).

Tabla 9.4 Solubilidad del oxígeno en agua en equilibrio con aire seco a 760 mm Hg

Temperatura (°C)	*Concentración de cloruro, mgL^{-1}*				
	0	*5.00*	*10.000*	*15.000*	*20.000*
0	14,6	13,8	13,0	12,1	11,3
5	12,8	12,1	11,4	10,7	10,0
10	11,3	10,7	10,1	9,6	9,0
15	10,2	9,7	9,1	8,6	8,1
20	9,2	8,7	8,3	7,9	7,4
25	8,4	8,0	7,6	7,2	6,7
30	7,6	7,3	6,9	6,5	6,3

Fuente: Whipple y Whipple (1911).

Tabla 9.5 Valores del coeficiente de difusión *(D)* a diferentes temperaturas

Temperatura	*D*
10 °C	1,57
15 °C	1,80
20 °C	2,06
25 °C	2,35
30 °C	2,66

La carga de oxígeno (m^3s^{-1}, ton año $^{-1}$, etc.) que entra a un lago por los afluentes puede hallarse mediante la siguiente expresión:

Caudal de entrada del afluente (Q) × *concentración de oxígeno del afluente.*

Porcentaje de saturación de oxígeno disuelto ($\%O_2$)

Es un concepto equivalente al de saturación relativa de oxígeno. Es el porcentaje máximo de oxígeno que puede disolverse en el agua a una presión y temperatura determinadas. Como incluye una corrección para altitud, permite comparar lagos localizados a diferentes altitudes:

$$\%O_2 = [O_2 \text{ observado}] \times 100/[O_2 \text{ teórico}]$$

La concentración teórica de oxígeno es igual a $S \times f$, siendo S la solubilidad del oxígeno en agua a 760 mm Hg (véase tabla 9.2) y f el factor de corrección para altitud ($P_m/760$); P_m es la presión medida (véase tabla 9.3) si no hay barómetro.

$$\%O_2 = [O_2 \text{ observado}] \times 100 / [S \times P_m\ 760] = [O_2 \text{ observado}] \times 760 \times 100/[S \times P_m] = \{100 \times [O_2 \text{ observado}] / S\} \times 760/P_m.$$

$760/P_m$ es el factor de corrección en la tabla 9.3, que corresponde al coeficiente de solubilidad *(K)* de la ley de Henry. En definitiva,

$$\%O_2 = (O_2 \text{ observado} \times 100 \times K) / S.$$

Cuando el agua está sobresaturada (si el porcentaje de O_2 es mayor que 100%), hay adición de oxígeno desde la atmósfera y pérdida hacia ella. Este fenómeno ocurre cuando las aguas superficiales son perturbadas por el viento causando, por tanto, una oxigenación de la columna de agua durante el período de circulación. En el período de estancamiento solo el epilimnion intercambia gases con la atmósfera.

Una forma más simple, y relativamente imprecisa, es calcular el $\%O_2$ mediante nomogramas como el mostrado en la figura 9.2.

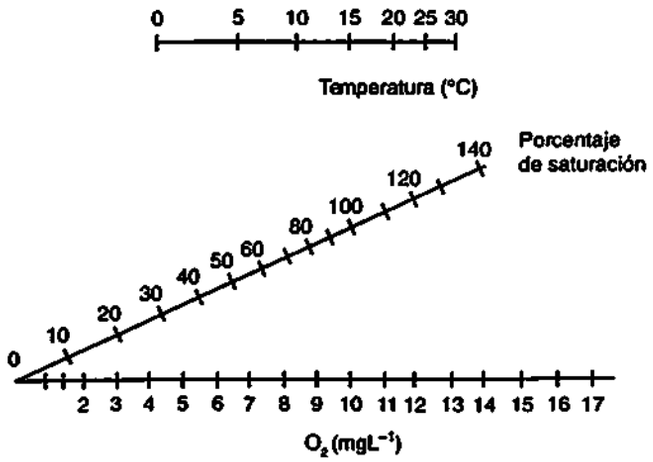


Figura 9.2 Forma de determinar el porcentaje de saturación de oxígeno a partir de la temperatura del agua y la concentración de oxígeno medida

Fuente: tomada de Reid (1966).

Con una regla se toma la temperatura a la cual se midió el oxígeno (línea superior) y se une con el valor en mgL^{-1} del contenido de oxígeno medido en el campo. El $\%O_2$ respectivo se podrá leer en la línea diagonal.

El oxígeno disponible en el hipolimnion, para descomponer la materia orgánica que cae desde el epilimnion, proviene del oxígeno remanente del período de circulación; en el hipolimnion constantemente se remueve esta reserva. Dicha reserva depende del patrón de circulación, que determina qué tan a menudo es renovada (Lampert y Sommer, 1997). La concentración de esta reserva de oxígeno en el hipolimnion puede calcularse multiplicando el volumen de esta zona por la concentración de oxígeno, medida en él inmediatamente después del período de circulación.

Concentración de oxígeno en lagos tropicales

Según la ley de Vant'Hoff, un aumento de 10 °C en la temperatura de las soluciones puede duplicar o triplicar la velocidad de las reacciones. Mientras que la temperatura del hipolimnion en lagos de regiones templadas oscila entre 4 y 6 °C, en regiones tropicales estas temperaturas generalmente son mayores de 15 °C. Esta mayor temperatura en esta zona del lago ocasiona descomposición de materia orgánica en fondo (consumo de oxígeno), la cual es cuatro a nueve veces más rápida que en el hipolimnion de lagos templados. Por ello, se predice que los lagos tropicales acumulan menor materia orgánica en el fondo que los lagos de zona templada y que, en un lago tropical, se presenta déficit de oxígeno, independientemente del patrón térmico y del nivel de biomasa fitoplanctónica (Esteves, 1998).

A causa de lo anterior, por la mayor temperatura de fondo en lagos tropicales, no debe usarse la disminución de oxígeno en la columna de agua como indicador de estado trófico, porque ocurre agotamiento de este gas antes de llegar al fondo. Esteves (1998) plantea que el perfil vertical de oxígeno en lagos tropicales está determinado principalmente por la alta temperatura y las características morfométricas del cuerpo de agua que favorecen o dificultan la acción del viento. En consecuencia, en los lagos tropicales ocurre estratificación química del oxígeno, independiente de la estratificación térmica, especialmente en embalses en los que no se retiró la vegetación de fondo (véase figura 9.3).

Variación diaria de oxígeno

Los lagos rasos, polimícticos y con población densa de macrofitas presentan mayores variaciones de oxígeno en el ciclo diario, sobre todo en las capas superficiales. En los lagos

rasos, polimícticos y sin macrofitas ocurre mayor concentración de oxígeno del medio día hacia la tarde y menor en la madrugada (véase figura 9.4). Los lagos más profundos y estratificados muestran mayores variaciones en el epilimnion y ocurre mayor oxígeno en la tarde y menor en la madrugada. En la zona litoral de estos lagos se presentan mayores variaciones que en la pelágica.

Perfiles de oxígeno en un lago

En general existen tres tipos de perfiles (véase figura 9.5):

Perfil ortógrado: es característico de la oligotrofia; indica bajo consumo de oxígeno.

Perfil heterógrado: puede ser positivo o negativo. El perfil heterógrado positivo es ocasionado por aumento de la concentración de algas en el metalimnion, donde hay, en algunos casos, poca luz. Este perfil ocurre cuando la capa trofogénica sobrepasa el epilimnion y alcanza el metalimnion. En esta zona existe mayor disponibilidad de nutrientes y menor tasa de herbivoría; por tanto, puede concentrarse más fitoplancton estenotermo (cianobacterias principalmente), porque su tasa de renovación supera las pérdidas por sedimentación. En consecuencia, hay aumento de oxígeno en el metalimnion por la actividad fotosintética. Birge y Juday (1911) registraron concentraciones de oxígeno de 36 mgO_2L^{-1} y 400% de saturación en el metalimnion de lagos de Wisconsin.

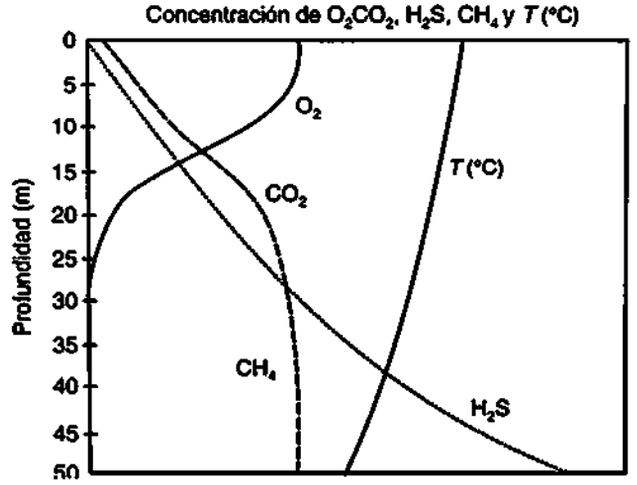


Figura 9.3 Comportamiento vertical de algunas variables químicas y de la temperatura en un embalse con vegetación inundada

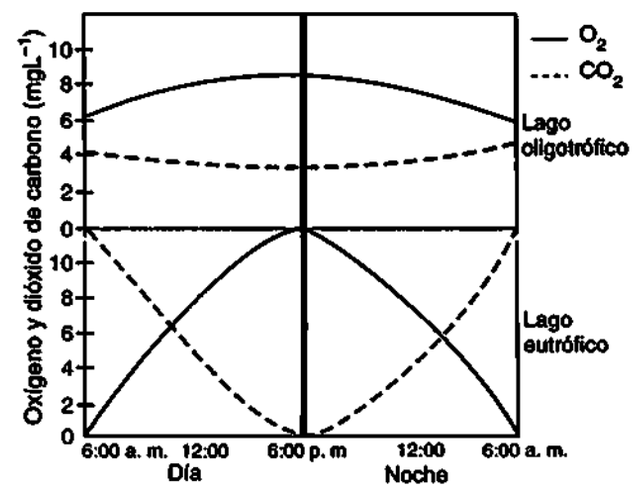


Figura 9.4 Representación idealizada de la variación de oxígeno y CO_2 en el ciclo día noche en un lago oligotrófico y uno eutrófico

El perfil heterógrado se presenta cuando hay mayor descomposición y respiración en el metalimnion, por acumulación

de materia orgánica facilitada por la mayor densidad del agua en esta zona. También acontece por presencia de poblaciones densas de zooplancton que se sitúan en esta zona; por oxidación biogénica de CH_4 proveniente de fermentación anaeróbica en sedimentos y que asciende como burbujas hasta el metalimnion. La morfometría puede facilitar la presencia de este tipo de perfil, cuando la pendiente de la cubeta es menor a la altura del metalimnion; se produce entonces mayor contacto con el sedimento y disminución de la concentración de oxígeno metalimnético (Wetzel, 2001).

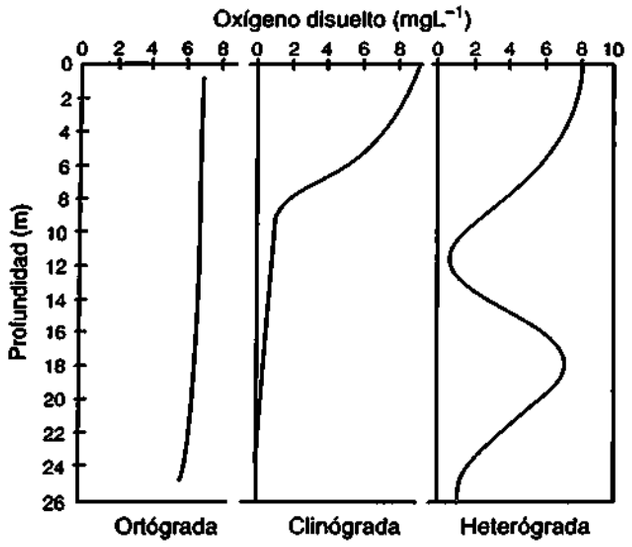


Figura 9.5 Tres tipos de perfiles de oxígeno que pueden presentarse en lagos y embalses

Perfil clinógrado: se presenta cuando ocurre una disminución progresiva de oxígeno hacia el fondo.

El perfil de oxígeno es casi siempre inverso al del CO_2; por ejemplo, en un día soleado, mientras que en la zona fótica se presenta consumo de CO_2 por algas y producción de O_2, en la zona afótica ocurre lo contrario, es decir, consumo de O_2, por actividad microbiana y aumento de la concentración de CO_2.

El punto del lago donde se cruzan las curvas de oxígeno y CO_2 puede usarse como un indicador del estado trófico del cuerpo de agua. Si las curvas no se encuentran a lo largo del perfil o lo hacen cerca al fondo, puede hablarse de un lago oligotrófico. Si se encuentran en el tercio inferior del lago, se dice que es mesotrófico; y si se cruzan en el tercio superior, es indicio de un lago eutrófico (véase figura 9.6).

Oxígeno en lagos de zonas templadas

Durante el invierno, los lagos se sellan con una capa de hielo, la cual aisla el agua de la atmósfera y suspende temporalmente la fotosíntesis. En estas condiciones, el oxígeno permanece en concentraciones normales en la superficie, siempre y cuando se trate de un lago oligotrófico; en el fondo, el oxígeno puede llegar a agotarse durante el invierno, dependiendo de la actividad respiratoria y de la descomposición en él presentes. Al llegar la primavera, con el aumento del calor, se derrite el hielo y el agua más pesada se va al fondo, generando la circulación del agua. Esto distribuye los nutrientes por todo el lago y se produce el fenómeno del florecimiento del fitoplancton en primavera, lo cual aumenta el oxígeno en la superficie y aun en el resto de la columna de agua.

Con el verano, aumenta la temperatura, hasta el punto de que el lago presenta estratificación directa. Como no hay circulación del agua, el lago se desoxigena en la superficie por exceso de calor, y en el fondo por aumento de la descomposición de la materia orgánica. Por último, al llegar el otoño, el lago comienza nuevamente a enfriarse y cuando la temperatura del agua baja a 4 °C, alcanza su máxima densidad, cae al fondo y causa un nuevo período de circulación. Los nutrientes son entonces nuevamente distribuidos por todo el lago, generando el florecimiento de algas de otoño con la consecuente oxigenación del lago.

Déficits de oxígeno

En su concepción más simple, es un indicador de la relación entre el metabolismo de la zona trofogénica y el de la zona trofolítica. De acuerdo con el estado trófico del lago, el punto de encuentro de las curvas de oxígeno y el dióxido de carbono marca la *zona de compensación*, donde se espera que la producción de O_2 sea igual a la de CO_2. La cantidad de materia orgánica sintetizada en la zona trofogénica se sedimenta hacia la zona trofolítica donde se descompone, reflejándose en la tasa de utilización del oxígeno hipolimnético durante la estratificación de invierno y de verano en los lagos templados. Los diferentes tipos de déficit de oxígeno que se pueden presentar en los lagos son:

Déficit real (DR): es el resultado de sustraer de la concentración de oxígeno teórico a una profundidad dada, la concentración de oxígeno medido a esa misma profundidad. La concentración teórica de oxígeno se halla de la misma manera que el porcentaje de saturación. Un resultado positivo indica que no hay déficit de oxígeno (véanse figuras 9.7, 9.8 y 9.9).

Déficit real total (DRT): es la sumatoria del valor medio de los déficits reales de dos profundidades contiguas, multiplicado por el volumen del estrato. Su expresión matemática es:

$$\Sigma G_i \times V_i = G_1V_1 + G_2V_2 + \cdots + G_nV_n,$$

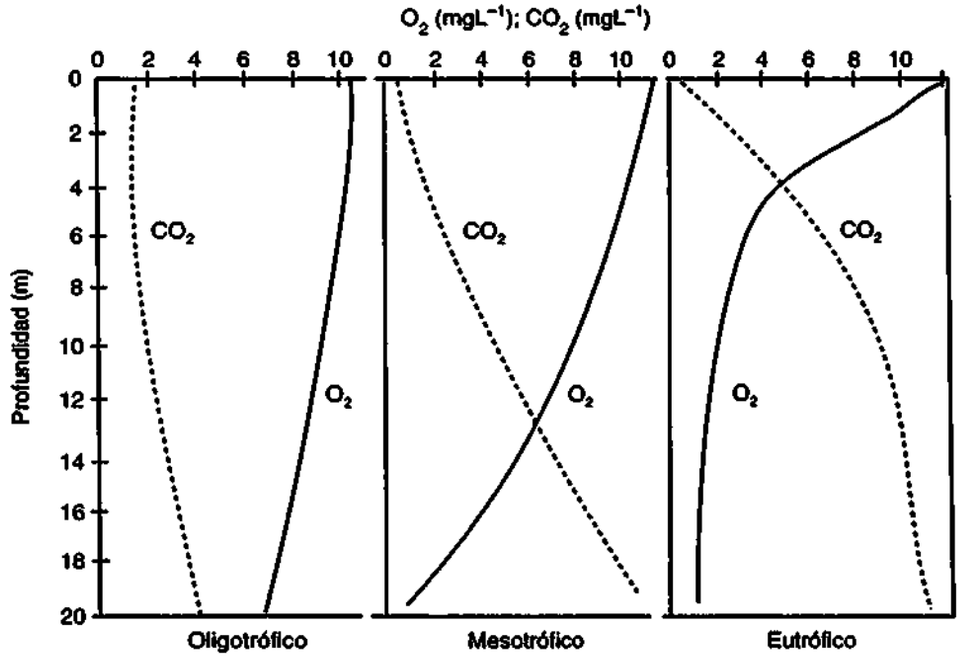


Figura 9.6 Curvas típicas de oxígeno y CO_2 libre en tres lagos con diferentes concentraciones de nutrientes: oligotrófico, mesotrófico y eutrófico

donde:

G_i es la media de los déficits reales de oxígeno entre las partes inferior y superior del estrato y,

V_i corresponde al volumen del estrato.

Déficit relativo (DRe): es lo mismo que el déficit del área hipolimnética. Se expresa mediante la resta de la concentración del oxígeno en el hipolimnion cuando el lago está estratificado y la concentración de oxígeno al final del período cuando el lago se mezcla. Las bases que fundamentan el cálculo del DRe son las siguientes:

- Se tiene en cuenta el volumen de agua del hipolimnion. En general, a mayor volumen del hipolimnion existe mayor concentración de oxígeno disponible para usar en descomposición. En un lago somero con un menor volumen de agua en esta zona, se presentará una reducción más rápida del oxígeno (véase figura 9.10).
- Considera la materia orgánica que se sedimenta a través del plano que conforma la parte superior del hipolimnion e imagina la cantidad que pasa a través de 1 cm^2 promedio de ese plano (véase ejemplo en la tabla 9.6).

Tabla 9.6 Cómputos requeridos para el cálculo del déficit relativo de oxígeno en el lago Gull (Estados Unidos), en el verano de 1972

Cálculos para junio 7 de 1972

Estrato (m)	*Volumen (m^3)*	*Valor medio de O_2 (mgL^{-1}*)*	*O_2 total en el estrato (ton métricas)*
15-20	$12{,}910 \times 10^6$	9,42	121,612
2—25	$5{,}221 \times 10^6$	8,90	~~46,464~~
25-30	$0{,}203 \times 10^6$	8,68	1,762
30-33,5	$0{,}0428 \times 10^6$	8,35	0,358
	Total		170,196
Cálculos para agosto de 1972			76,919 en el hipolimnion

Diferencia: 93,477 toneladas métricas $93{,}477 \times 10^9$ mg

El área de la superficie del hipolimnion a los 15 m es $3{,}4980 \times 10^6$ m^2 $34{,}98 \times 10^9$ cm^2.

Por división, la diferencia de oxígeno o DRe o déficit del área hipolimnética fue de 2,67 mg cm^2 55 $días^{-1}$ 0,0468 mg cm^2 $día^{-1}$ 1,46 mg cm^2 mes^{-1}.

* 1 mgL^{-1} = 10^3 toneladas métricas km^{-3} = 1 tonelada métrica $(10^6\ m^3)^{-1}$.

Fuente: tomada de Wetzel (2001).

Demanda bioquímica de oxígeno

Es una medida de la concentración de oxígeno usada por los microorganismos para degradar y estabilizar la materia orgánica biodegradable o materia orgánica carbonácea en condiciones aeróbicas en 5 días y a 20 °C. Es una indicación indirecta del carbono orgánico biodegradable presente en una masa líquida dada. En aguas residuales domésticas, el valor de DBO_5 representa, en promedio, 65 a 70% del total de la materia orgánica oxidable.

Debe garantizarse que durante el ensayo exista suficiente oxígeno para los microorganismos, condiciones ambientales adecuadas para el desarrollo de los mismos (nutrientes necesarios, ausencia de sustancias tóxicas, etc.), y una semilla microbiana aclimatada y en la concentración necesaria (mayor que 1.000 individuos / mL). Los efectos sobre el valor de la DBO_5 de una población bacterial de baja concentración y de una semilla no aclimatada se muestran en la figura 9.11.

La nitrificación disminuye los valores de la DBO_5, ya a que en los cuerpos de agua con altas poblaciones de bacterias nitrificantes ocurre una demanda adicional de oxígeno, por la oxidación de cualquier compuesto de nitrógeno no oxidado previamente (véase figura 9.12).

En aguas con alto contenido de algas, la DBO se debe

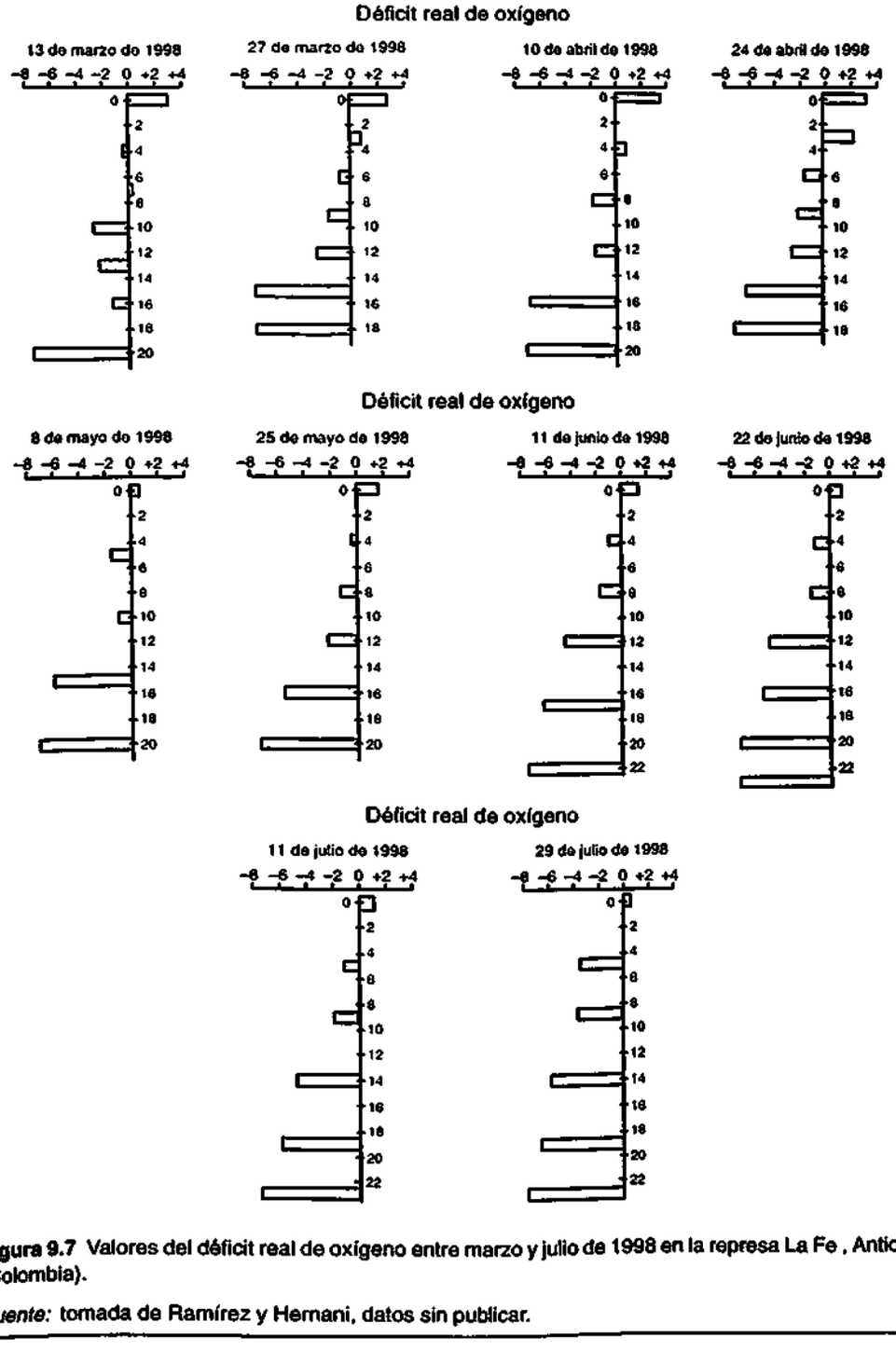


Figura 9.7 Valores del déficit real de oxígeno entre marzo y julio de 1998 en la represa La Fe , Antioquia (Colombia).

Fuente: tomada de Ramírez y Hernani, datos sin publicar.

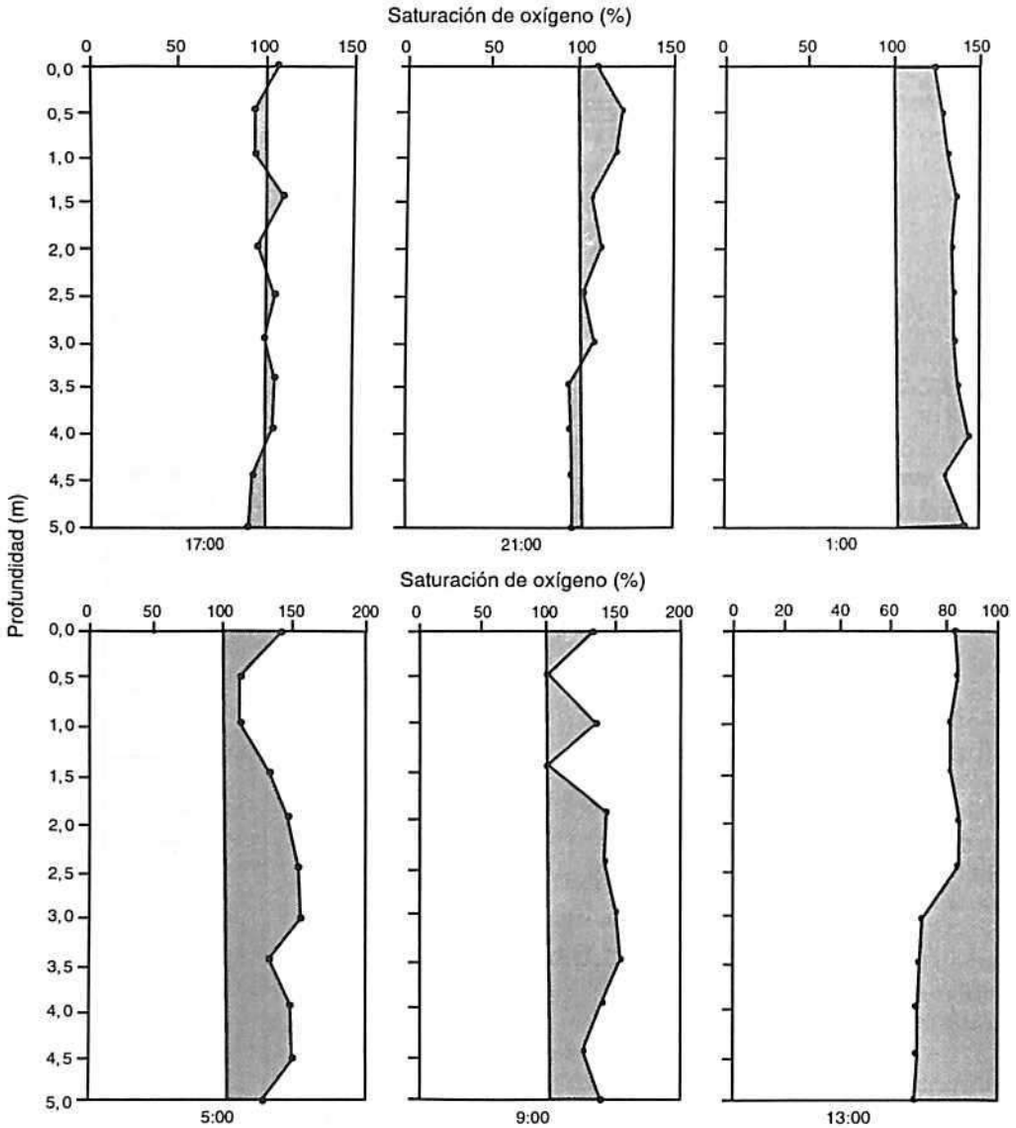


Figura 9.8 Valores del déficit real de oxígeno en la ciénaga La Reina del Parque Nacional Natural Los Katíos, Colombia (el área sombreada corresponde al déficit).

Fuente: tomada de Ramírez y Cogollo, datos sin publicar.

determinar al oscuro, para evitar la fotosíntesis y prevenir aumento de oxígeno (véase figura 9.13).

La temperatura de incubación (20 °C) debe mantenerse constante, pues de lo contrario se afectaría la velocidad de las reacciones y el resultado no sería comparable.

La DBO_5 por nitrificación se denomina

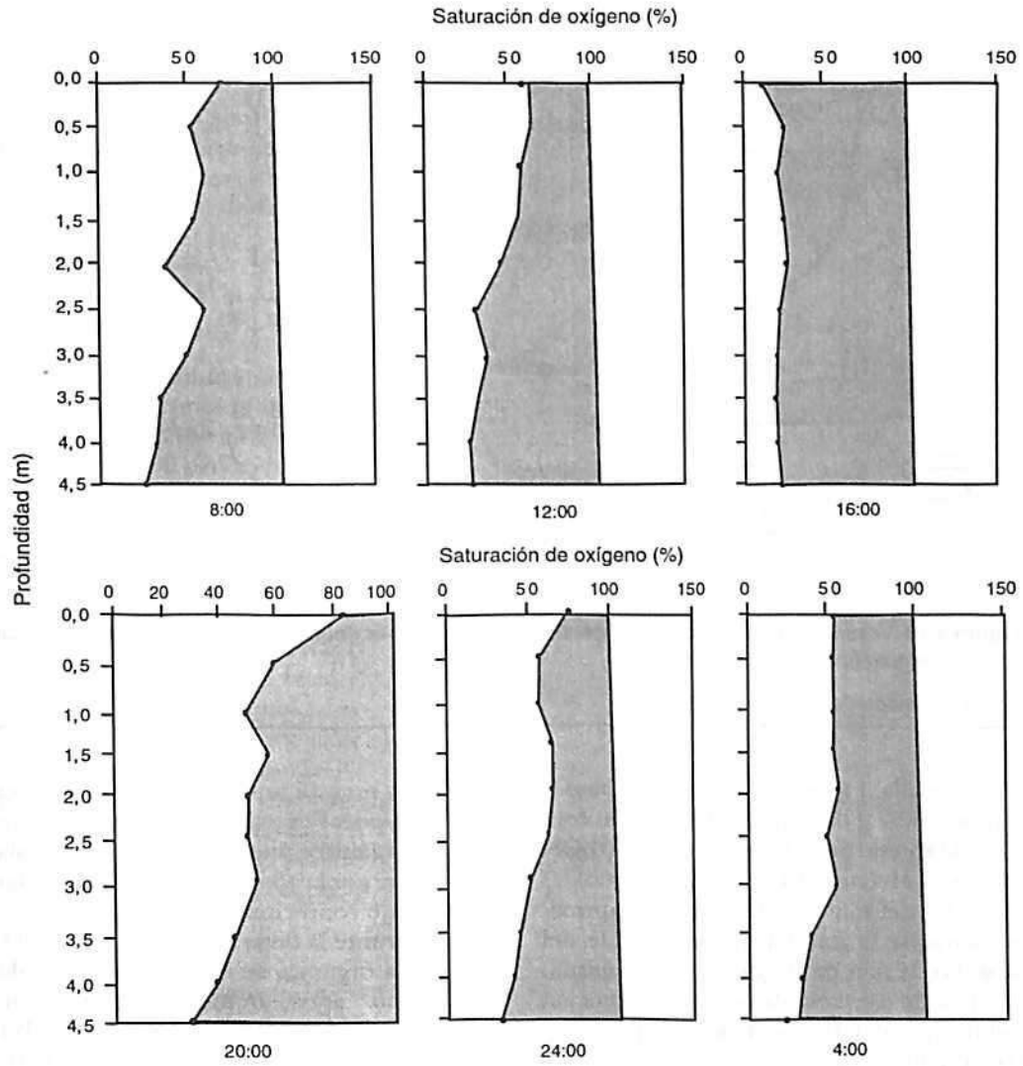


Figura 9.9 Valores del déficit real de oxígeno en la ciénaga de Perancho, en el Parque Nacional Natural Los Katíos, Colombia (el área sombreada corresponde al déficit).

Fuente: tomada de Ramírez y Cogollo, datos sin publicar.

DBON. La causa de la misma es la hidrólisis de proteínas, que produce materia no carbónica como el amonio:

$$NH_4^+ + 1{,}5O_2 \rightarrow NO_2^- + 2H^+ + H_2O \text{ Nitrosomonas,}$$

$$NO_2^- + 0{,}5O_2 \rightarrow NO_3^- \text{ Nitrobacter.}$$

Globalmente, en términos de bacterias nitrificantes, la reacción química se expresaría de la siguiente manera:

$$NH_4^+ + 2O_2 \rightarrow NO_3^- + 2H^+ + H_2O.$$

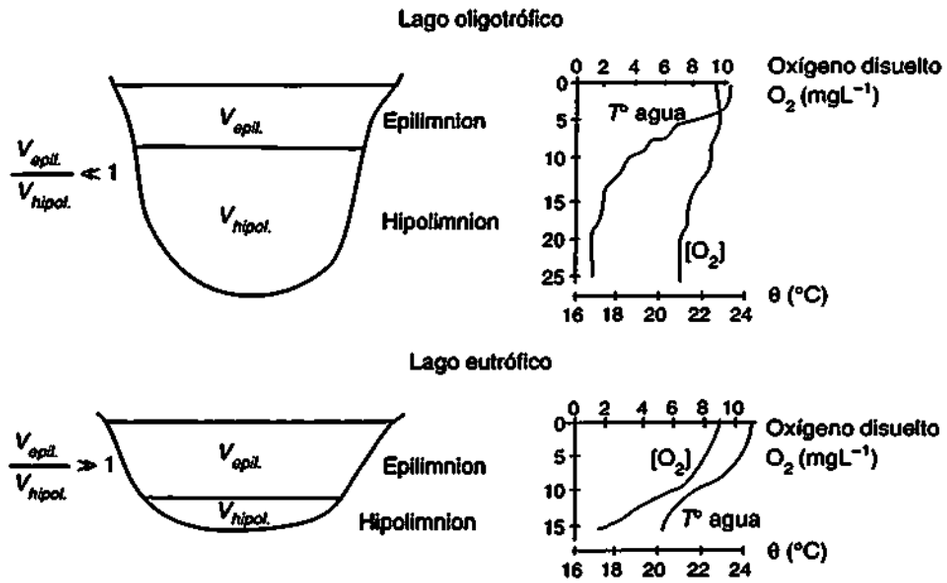


Figura 9.10 Volumen hipolimnético de oxígeno disponible para la degradación de la materia orgánica en lagos oligotróficos y eutróficos

Fuente: tomada de Esteves (1998).

En ella, 1 g de NH_4^+ expresado como *N* requiere 4,57 g de oxígeno. El oxígeno consumido en este proceso se denomina DBON (Sawyer y McCarty, 1978; Romero, 1996).

En definitiva, la DBO indica aproximadamente la fracción biodegradable del desecho, la tasa de degradación del mismo y la tasa de consumo de oxígeno en función del tiempo; determina, de forma aproximada, la cantidad de oxígeno requerido para la estabilización biológica de la materia orgánica presente.

Demanda química de oxígeno

Es un parámetro analítico de contaminación que mide el contenido de materia orgánica en una muestra de agua mediante oxidación química. Representa el contenido de materia orgánica total de la muestra, oxidable por dicromato de potasio en solución ácida. El resultado se obtiene más rápidamente que el de la DBO_5 y no está sujeto a tantas variaciones pues, con pocas excepciones, todos los compuestos orgánicos pueden ser oxidados hasta CO_2 y agua por la acción de agentes oxidantes fuertes bajo condiciones ácidas.

Durante la determinación de la DQO, la materia orgánica se convierte en dióxido de carbono y agua, sin importar qué tan asimilable biológicamente sea la sustancia. Por ejemplo, la glucosa y la lignina son oxidadas completamente. Como resultado, los valores de la demanda química de oxígeno (DQO) son mayores que los valores de DBO_5 y la diferencia puede ser mucho mayor cuando se presentan cantidades significativas de materia orgánica resistente o refractaria, como ocurre en el caso de los desechos de pulpa de madera, a causa de su alto contenido de lignina.

La oxidación de la materia orgánica se lleva a cabo mediante ebullición de la muestra en una mezcla de H_2SO_4 y un exceso de dicromato de potasio estándar:

Materia orgánica +
$CrO_7^{-2} + H^+ \rightarrow 2Cr^{+3} +$
$CO_2 + H_2O$.

Los cloruros son la interferencia más importante en las aguas residuales, pues introducen un exceso en el valor de DQO obtenido.

$$6Cl^- + Cr_2O_7^{-2} + 14H^+ \rightarrow 3Cl_2 + 2\,Cr^{+3} + 7H_2O.$$

Si la concentración de la materia químicamente oxidable es mayor que la concentración de materia oxidable biológicamente, entonces la DQO es mayor que la DBO_5. En las aguas residuales domésticas la relación DQO / DBO_5 da un valor de 2. En efluentes de plantas de tratamiento el valor es 3. En residuos de destilerías o en plantas de refinación la concentración de materia oxidable biológicamente es bastante alta.

Tanto la DBO_5 como DQO permiten determinar las condiciones de biodegradabilidad, así como la eficiencia de las plantas de tratamiento (Sawyer y McCarty 1978; Romero, 1996).

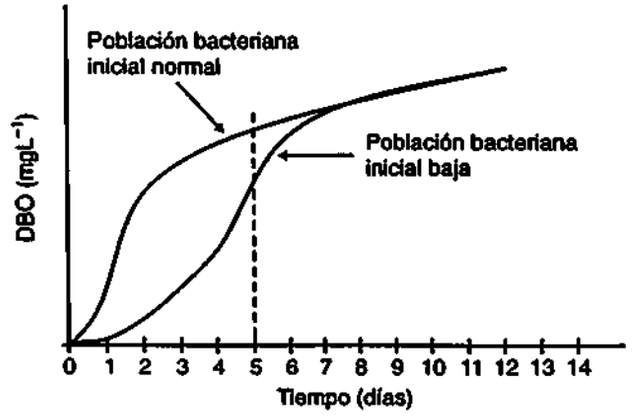


Figura 9.11 Efecto de una población bacteriana de baja densidad numérica en la DBO

Fuente: tomada de Sawyer y McCarty (1978).

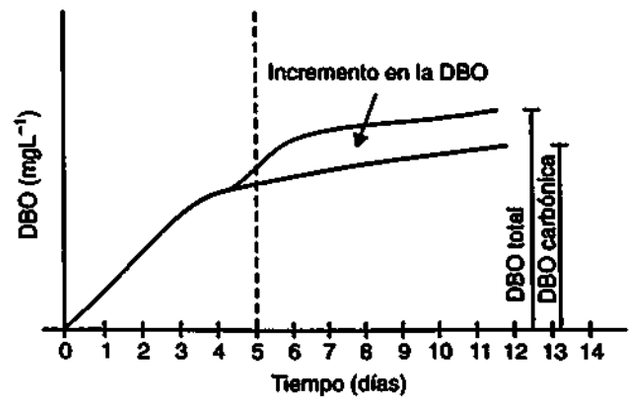


Figura 9.12 Efecto de la nitrificación en los valores de DBO

Fuente: tomada de Sawyer y McCarty (1978).

Demanda bentónica de oxígeno

Es el consumo de oxígeno necesario para estabilizar la materia orgánica contenida en los sedimentos e involucra procesos aeróbicos y anaeróbicos. Esta estabilización ocurre casi toda en condiciones anaerobias, por la difícil penetración de oxígeno al sedimento y por ausencia de productores primarios.

En esta zona no hay consumo de oxígeno libre, sino de aquel contenido en los compuestos presentes como el CO_2, el SO_4, etc. Esta respiración anaerobia tiene como subproducto materia orgánica reducida y algunos minerales que pueden transportarse por difusión hacia la lámina de agua y causar una demanda adicional de oxígeno.

Sin embargo, en la capa superior del sedimento hay oxígeno libre proveniente de la interfase agua-lodo; en ella, este oxígeno

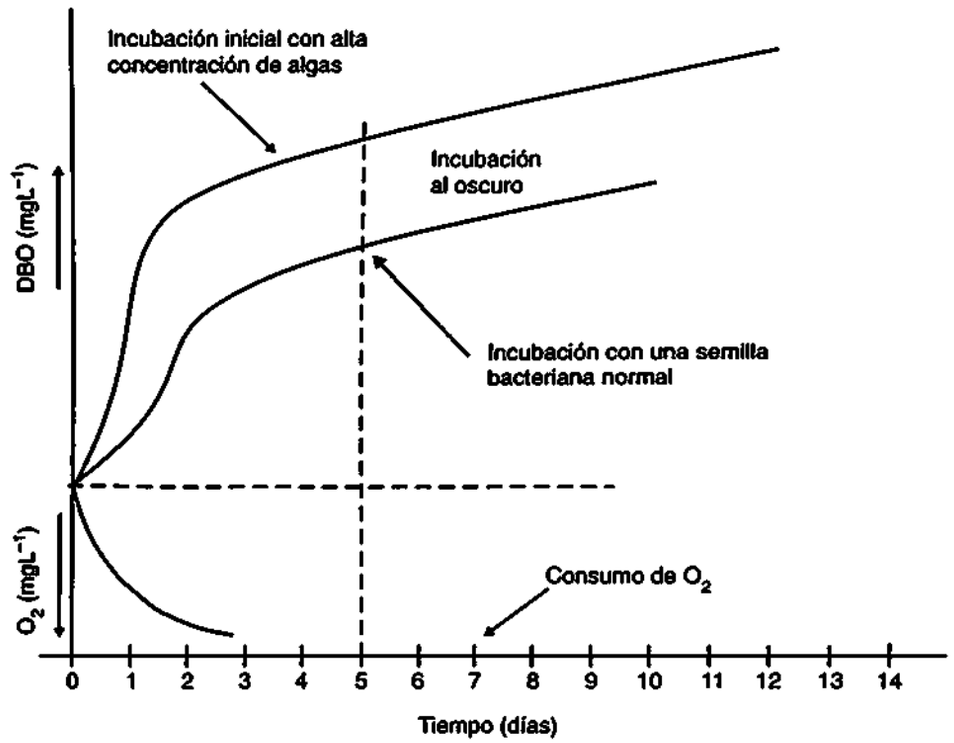


Figura 9.13 Efecto de las algas en la DBO

Fuente: tomada de Sawyer y McCarty (1978).

es consumido por microorganismos como las ferrobacterias, que usan compuestos disponibles en el sedimento (hierro ferroso o minerales metálicos sulfurados) como fuente de energía, y liberan sustancias que, al entrar en contacto con el agua sobrenadante, reaccionan con el oxígeno presente. Los subproductos parciales de la descomposición anaerobia (nutrientes como amonio y fosfatos que provocan una carga interna que puede afectar la calidad del agua) se disuelven, atraviesan la capa de sedimento y pasan a la masa líquida, demandando oxígeno libre, aumentan la DBO en el agua y ocasionan un consumo de oxígeno adicional (Villegas, 1997; Sperling, 2000).

La demanda de oxígeno de este conjunto de factores descritos es a lo que se denomina *demanda bentónica* —DB— (Sperling, 2000). Los factores más significativos que afectan la DB son (Villegas, 1997):

Los macroinvertebrados bentónicos: que mezclan constantemente las capas superiores del sedimento *(bioturbación)*, lo que puede llegar a aumentar el área superficial efectiva sobre la cual ocurre la demanda y transporte de sustancias orgánicas. Sin embargo, para algunos autores, los procesos de bioturbación en la capa anóxica de sedimentos son tan lentos que no alcanzan a afectar de forma significativa la DB total.

La profundidad: se ha encontrado que la DB a profundidades de lodo mayores que 10 cm es independiente de la profundidad. Igualmente, se reporta que mientras más compactado el lodo, menor es la influencia de DB. Con base en estas observaciones, los investigadores recomiendan que las pruebas de laboratorio para establecer la DB, y aun las realizadas *in situ*, tengan en cuenta profundidades hasta de 10 cm en la capa del sedimento. Recientes investigaciones llevadas a cabo con microelectrodos han mostrado que el mayor porcentaje de la DB se presenta en los primeros milímetros de la capa de sedimentos.

La concentración de oxígeno: se ha considerado generalmente que la DB es independiente de la concentración de oxígeno en la columna de agua, cuando está en un rango entre 3 y 8 mgL^{-1}. Se ha demostrado que la tasa de consumo de oxígeno del sedimento varía poco con el aumento de la concentración de oxígeno a amplitudes entre 2 y 7,5 mgL^{-1} y que a valores menores de 2 mgL^{-1}, la tasa de consumo de oxígeno decrece con la disminución del OD en el agua sobrenadante. Dada la relación entre la temperatura y la concentración de oxígeno, se reconoce que un incremento en aquella desencadena un aumento en las tasas de respiración bacterianas y, con ello, un ascenso en las tasas de DB.

El contenido de materia orgánica: es necesario considerar este efecto, dado que es difícil evaluar la DB sin considerar el sinergismo existente entre la DQO y la respiración biológica. Para diferenciar la DB por respiración biológica y demanda química se han empleado inhibidores bacterianos. De esta forma se logra conocer la demanda por respiración biológica.

La resuspensión del sedimento: en general, al aumentar la resuspensión por mezcla o remoción mecánica se incrementa la DB. En lagos rasos o zonas de poca profundidad en ríos, donde la luz llega hasta el fondo, la actividad fotosintética puede afectar la DB.

10

Gases disueltos en el agua: el sistema carbono inorgánico disuelto, pH y alcalinidad

La forma principal del carbono inorgánico disuelto (CID) es el CO_2. La proporción atmosférica del mismo varía entre 0,027 y 0,044%; su valor medio en regiones industrializadas en 1969 era de 0,03145% y en 1977 de 0,0331%. Para cálculos generales se usa un valor de 0,0331% (Cole, 1983). Según Carmouze (1994), por representar el mejor precursor de la fotosíntesis y el producto final de la degradación de materia orgánica, se denota como el mejor indicador para determinar el metabolismo del ecosistema.

El CO_2 cumple un papel preponderante en el equilibrio interno y en la regulación de la composición de las aguas dulces. Margalef (1983) define: 1. la concentración de carbono inorgánico disponible para productores primarios; 2. la forma y la cantidad de metales alcalino-térreos en solución; y 3. se relaciona con el pH y con la reserva alcalina.

Las fuentes primarias de CO_2 son la lluvia, la atmósfera (difusión), las aguas subterráneas, la descomposición y la respiración de organismos. Las aguas hipolimnéticas y subterráneas presentan altas concentraciones de CO_2 que no están libres para escapar a la atmósfera (Sawyer y McCarty, 1978).

El coeficiente de solubilidad del CO_2 en el agua es mucho mayor que el del oxígeno y el nitrógeno, pues el CO_2 es 200 veces más soluble que el oxígeno. El coeficiente de transporte del CO_2 a través de la frontera aire-agua varía dependiendo de la condición del agua, así: en agua bien mezclada es de 0,0023 cms^{-1}; cuando hay viento fuerte que aumenta la superficie de contacto con el aire es de 0,01 cms^{-1}, y en días calmados de 0,001 cms^{-1} (Bohr, 1899).

Aunque el contacto con el aire es importante para la economía del CO_2, en vista del almacenamiento de HCO_3^- que contienen la mayoría de las aguas, este contacto no desempeña un papel tan importante como sí lo hace el oxígeno en los estratos superiores (Ruttner, 1952).

El CO_2 se disuelve en el agua en cantidad proporcional *(k)* a su presión parcial *(p)* (Margalef, 1983). En la fórmula $C = kp$, p disminuye con la altura y la disminución de la presión absoluta, y k aumenta con la altitud, pero disminuye con la temperatura (véase tabla 10.1). Por ejemplo: a 20 °C, y considerando un valor para p de 0,03%, C será 1.689 × 0,0003, equivalente a 0,507 $mgCO_2L^{-1}$; si p varía a 0,044%, entonces C tomará un valor de $1.689 \times 0{,}00044 = 0{,}743$ $mgCO_2L^{-1}$. Por lo general, el CO_2 está combinado, pues el agua

Tabla 10.1 Factores para calcular la solubilidad del CO_2 en agua a diferentes temperaturas de acuerdo con la ley de Henry *(C = kp)* en agua destilada

Temperatura	*K (mgL^{-1})*	*K ($mmol\ L^{-1}$)*	*K (mlL^{-1})*
0	3.347	76,07	1.713
5	2.782	63,24	1.424
10	2.319	52,70	1.194
15	1.979	44,98	1.019
20	1.689	38,29	878
25	1.430	32,50	759
30	1.250	28,41	665
35	1.106	25,14	592
40	970	22,05	519

reacciona fácilmente con él, lo cual puede observarse en la siguiente ecuación:

$$CO_2 \text{ (aire)} \leftrightarrow CO_2 \text{ (disuelto)} + H_2O.$$

Sin embargo, solo una pequeña parte del CO_2 se combina con el agua; el resto permanece como gas disuelto. Luego se hidrata y se convierte lentamente en H_2CO_3 en un tiempo medio de 15 minutos:

$$CO_2 + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3.$$

Por lo anterior, el pH del agua destilada y el del agua lluvia, aun en regiones no contaminadas, es levemente ácido.

El H_2CO_3 es un ácido débil que se disocia rápidamente, y por ello, se encuentra parcialmente ionizado (al contrario de los débiles, los ácidos fuertes se ionizan por completo en soluciones diluidas):

$$pK_1 = 6{,}43,$$
$$H_2CO_3 \leftrightarrow H^+ + HCO_3^-,$$
$$K_1 = [H^+]\,[HCO_3^-] / [CO_2 + H_2CO_3].$$

En la reacción anterior, solo una pequeña parte del H_2CO_3 se ioniza, comparada con la cantidad de CO_2 que se difunde en el agua a partir del aire. Por la dificultad de conocer la concentración de H_2CO_3, se adopta un valor de "CO_2 total", o sea $CO_2 + H_2CO_3$, y se escribe, a veces, K_1' en lugar de K_1. Además, ya que se estima que la mitad o algo menos del 1% del carbono disuelto está en forma de ácido, en las expresiones de equilibrio se usa también CO_2 (gas) + H_2CO_3 (Margalef, 1983).

Posteriormente ocurre una segunda disociación:

$$pK_2 = 10{,}43,$$
$$HCO_3^- \leftrightarrow H^+ + CO_3^{-2},$$
$$K_2 = [H+]\,]\,CO_3^{-2}] / [HCO_3^-].$$

Los valores de pK_1 y pK_2 citados para las dos disociaciones son a 15 °C. De lo anterior, se deduce que el CID en el agua puede ocurrir en tres formas: CO_2 libre ($CO_2 + H_2CO_3$), HCO_3^- y CO_3^{-2}. La sumatoria de las formas de CID es igual al CO_2 total, representado también como CI_{total} o ΣCO_2. En definitiva ΣCO_2 = CO_2 libre + H_2CO_3 + HCO_3^{-2} + CO_3. Dependiendo del pH de la solución predomina una u otra de las formas del CID (véanse figuras 10.1 y 10.2). Los valores de K_1 y K_2 dependen de la temperatura y del pH (véase tabla 10.2)

La expresión $p(x)$ es una notación útil en química para expresar números pequeños, como las concentraciones iónicas o las constantes de disociación de soluciones ácidas y bases débiles.

$$p(x) = -\log_{10}(x).$$

En la fórmula x representa la concentración de una sustancia química dada, una constante de equilibrio, etc. Por ejemplo, en la tabla 10.2, un valor de K_1 de $2{,}65 \times 10^{-7}$, al convertirlo en $p(K_1)$, sería igual a $-\log_{10}(2{,}65 \times 10^{-7}) = -(-6{,}576) = 6{,}576$.

Una vez establecido el equilibrio, los iones HCO_3^- y CO_3^{-2} se disocian:

$$HCO_3^- + H_2O \leftrightarrow H_2CO_3 + OH^-,$$
$$CO_3^{-2} + H_2O \leftrightarrow HCO_3^- + OH^-,$$
$$H_2CO_3 \leftrightarrow H_2O + CO_2.$$

Los OH^- resultantes de la disociación del bicarbonato y del carbonato aumentan

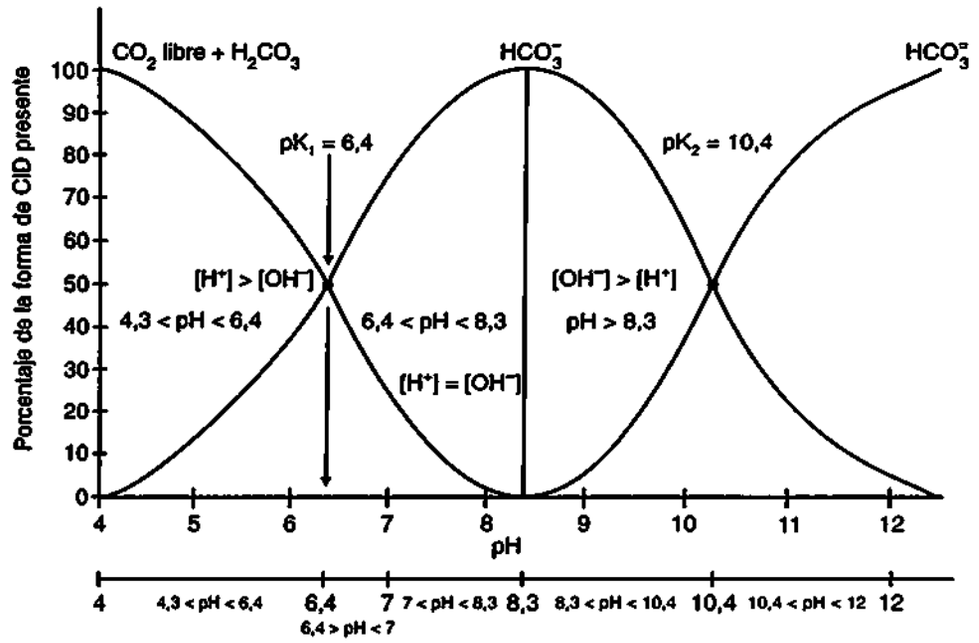


Figura 10.1 Variación del porcentaje de las formas del CID frente a los cambios de pH

Fuente: modificada de Sawyer y McCarty (1978).

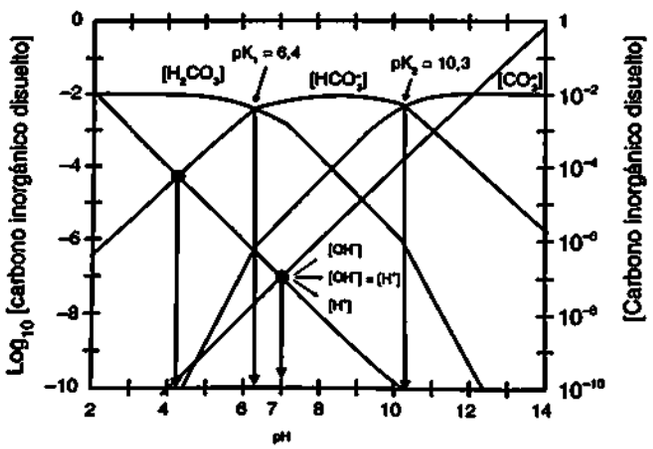


Figura 10.2 Variación de las formas del CID y las concentraciones de H^+ y OH^- en respuesta a los cambios de pH

la alcalinidad en aguas de lagos con altas concentraciones de carbonatos, derivadas del agua superficial y subterránea de la cuenca de drenaje (Wetzel, 1981).

El CO_2 agresivo: como ya se mencionó, el CO_2 entra en combinación con el agua lluvia para formar H_2CO_3, que pasa a $H^+ + HCO_3^-$. Esta agua percola a través del suelo y se combina con aire atrapado en la capa de humus, el cual es apreciablemente más rico en CO_2 que la atmósfera, por la respiración de raíces y microorganismos. El H_2O incorpora más CO_2 a medida que se escurre en proporción al tiempo que demore

Tabla 10.2 Valores de pK_1 y pK_2 en función de los cambios de temperatura

Temperatura	$K_1 \times 10^{-7}$	pK_1	$K_2 \times 10^{-7}$	pK_2
0	2,65	6,576	2,36	10,625
5	3,04	6,517	2,77	10,557
10	3,43	6,464	3,24	10,490
15	3,80	6,419	3,71	10,430
20	4,15	6,381	4,20	10,377
25	4,45	6,352	4,69	10,329
30	4,85	6,327	5,13	10,290
35	4,91	6,309	5,62	10,250
40	5,06	6,296	6,03	10,220

pasando a través del suelo. Al llegar a los estratos más profundos entra en contacto con piedra caliza o rocas calcáreas, se solubiliza a calcita en presencia de H_2CO_3 y forma $Ca(HCO_3)_2$, el cual es relativamente soluble en agua:

$$CO_2 + CaCO_3 + H_2O \rightarrow Ca(HCO_3)_2.$$

No todo el CO_2 de las aguas que percolan es usado para la solución de la calcita, es decir, no todo se combina con el $CaCO_3$ para formar $Ca(HCO_3)_2$. Para que el $Ca(HCO_3)_2$ sea estable, se requiere una cantidad de CO_2 que debe permanecer libre, no combinada como $Ca(HCO_3)_2$ en la solución. Este es llamado *CO_2 de equilibrio,* que no es capaz de disolver más $CaCO_3$, pues para ello se requiere una cantidad en exceso del CO_2 de equilibrio que se llama *CO_2 agresivo* (Ruttner, 1952; Wetzel, 1981).

$$Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2$$
(de equilibrio)
↓
(No disuelve más $CaCO_3$ hasta $Ca(HCO_3)_2$; el agresivo, sí).

La cantidad extra de CO_2 requerida para mantener la estabilidad del $Ca(HCO_3)_2$ en solución, aumenta rápidamente al incrementarse el contenido de HCO_3^- de las aguas a partir del carbonato.

El efecto del CO_2 agresivo es el de disolver más $CaCO_3$ para producir $Ca(HCO_3)_2$ que constituye una reserva de HCO_3^- (Ruttner, 1952; Wetzel, 1981). La reacción procederá hacia la izquierda hasta alcanzar de nuevo el equilibrio:

$$Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2.$$

Si en la reacción anterior se pierde parte del CO_2 necesario para que se mantenga el equilibrio, se precipitará el $CaCO_3$, es decir, no pasa a $Ca(HCO_3)_2$ hasta que este se restablezca mediante la formación de CO_2:

$$Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow \downarrow CaCO_3 + H_2O + CO_2.$$

Pero, si hay CO_2 agresivo no hay precipitación. El CO_2 agresivo necesario para mantener en solución grandes cantidades de HCO_3^- puede perderse por diversas causas. Una de ellas, se refiere a que las macrofitas sumergidas en ciertos ríos y lagos muestran densas incrustaciones de $CaCO_3$ que precipita a causa del uso fotosintético del CO_2 agresivo por las macrofitas y las algas epifitas.

Medición de las formas del CID

La forma más simple de medir el CO_2 libre presente en el agua es por medio del método de la fenolftaleína, con limitaciones en aguas turbias, pues el color rosado que debe desarrollarse no puede apreciarse en estas circunstancias. Por lo anterior, se han propuesto varios métodos para calcular valores de CO_2 libre en el agua, partiendo del conocimiento previo del pH y la alcalinidad. Cole (1983) presenta algunos de estos métodos, los cuales se basan en la interpolación de gráficas o usando factores de ponderación obtenidos de acuerdo con el valor del pH. La figura 10.3 representa, en

la abscisa, los valores de pH, y en la ordenada, los valores de CO_2 libre en mgL^{-1}; esto en una escala semilogarítmica. Así, por ejemplo, si se tiene una alcalinidad de 30 mgL^{-1} y un pH de 7, el valor de CO_2 libre será aproximadamente de 6 mgL^{-1}. Usando una regla se obtiene la interpolación de estos datos.

Rainwater y Thatcher (1960) presentan una tabla basada en la relación existente entre el pH y la alcalinidad, la cual permite obtener datos de CO_2 libre con rangos de pH entre 6 y 9 (véase tabla 10.3). Si, por ejemplo, se obtiene una alcalinidad de 30 mg L^{-1} y un pH de 7, el cálculo sería de la siguiente manera: se multiplica la alcalinidad por 0,194, que es el factor para un pH de 7, lo que resulta en 5,82 mgL^{-1}, que es un valor aproximado a 6, el mismo que se puede leer por interpolación en la figura 10.3. Es importante anotar que, como estos cálculos dependen de los valores de pH y alcalinidad, su confiabilidad dependerá, a su vez, de la precisión con que estos se hayan realizado.

Valores más precisos tanto de CO_2 libre como de las demás formas del CID en el agua pueden calcularse utilizando la metodología propuesta en MacKereth *et al.*, 1978. De acuerdo con estos autores, los cálculos se efectúan a partir de la conductividad, alcalinidad y temperatura, mediante los siguientes pasos:

1. Calcular los valores de pK_1, pK_2 y pK_w (véanse tablas 10.2 y 10.4).

2. Ajustar los valores obtenidos de pK_1, pK_2 y pK_w a partir de las siguientes ecuaciones:

$$pK_1 = (3.404{,}71 / T) + 0{,}03279T - 14{,}84,$$

$$pK_2 = (2.902{,}39 / T) + 0{,}02379T - 6{,}50,$$

$$pK_w = (4.470{,}99 / T) + 0{,}01706T - 6{,}09,$$

T = temperatura absoluta en °K = (°C + 273,16).

3. A partir de la conductividad, corregir los valores anteriores (véase tabla 10.5). De esta forma se calculan pK_1', pK_2' y pK_w'.

4. Calcular las razones r_1 y r_2 que se refieren a las concentraciones molares de CO_2, HCO_3^- y CO_3^{-2}.

$$r_1 = [CO_2 \text{ libre}] / [HCO_3^-] = \text{antilog}(pK_1' - pH) = 10^{(pK_1' - pH)},$$

$$r_2 = [CO_3] / [4HCO_3^-] = \text{antilog}(pH - pK_2') = 10(pH - pK_2').$$

5. Si se calcula considerando la titulación de alcalinidad (en $mEqL^{-1}$) y el pH, entonces:

a. Estime la alcalinidad por carbonatos (A') como: $A' = A - [OH^-]$.

$[OH^-]$ = concentración de OH^- en $mEqL^{-1}$ = $\text{antilog}(pH - pK_w' + 3) = 10^{(pH - pK_w' + 3)}$. Esta concentración es despreciable en valores de pH menores que 9.

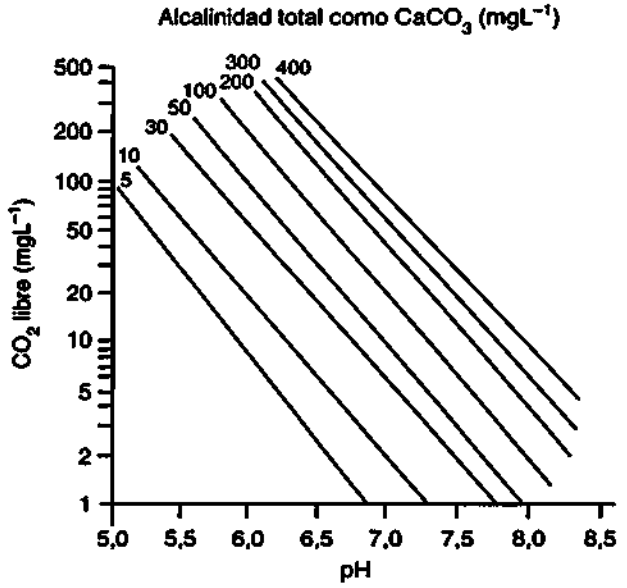


Figura 10.3 Método para calcular el CO_2 libre partiendo de la alcalinidad y el pH

Fuente: tomada de Moore (1939).

Tabla 10.3 Factores para calcular el CO_2 libre con varios valores de pH

pH	*Factor*	*pH*	*Factor*
6,0	1,937	7,5	0,061
6,1	1,539	7,6	0,049
6,2	1,223	7,7	0,039
6,3	0,970	7,8	0,031
6,4	0,772	7,9	0,024
6,5	0,613	8,0	0,019
6,6	0,486	8,1	0,015
6,7	0,386	8,2	0,012
6,8	0,307	8,3	0,010
6,9	0,244	8,4	0,008
7,0	0,194	8,5	0,006
7,1	0,154	8,6	0,005
7,2	0,122	8,7	0,004
7,3	0,097	8,8	0,003
7,4	0,077	8,9	0,002

Fuente: tomada de Rainwater y Thatcher (1960).

b. Usando los valores de r_1 y r_2, calcular los factores f apropiados para la forma de CID requerida, así:

f_1 (factor para CO_2 total) = $1 + r_1 + r_2 / (1 + 2r_2)$.

f_2 (factor para CO_2 libre) = $r_1 / (1 + 2r_2)$.

f_3 (factor para HCO_3^-) = $1 / (1 + 2r_2)$.

f_4 (factor para CO_3^{-2}) = $r_2 / (1 + 2r_2)$.

c. Obtener la concentración de la forma de CID requerida (en $mmolL^{-1}$), multiplicando la alcalinidad (bien sea A o A', según el valor del pH) por el factor apropiado.

Ejemplo 10.1 Un lago presenta las siguientes características: temperatura de 28 °C, pH de 8,35, conductividad de 2.800 $\mu S\ cm^{-1}$ y alcalinidad de 50 $mEqL^{-1}$. A partir de estos datos, calcular las concentraciones de las diferentes formas de CID presentes.

1. Calcular pK_1, pK_2 y pK_w de la tabla 10.2:

$pK_1 = 6{,}33$, $pK_2 = 10{,}29$, $pK_w = 13{,}83$.

2. Corregir pK_1, pK_2 y pK_w. $T = 28 + 273{,}16 = 301{,}16$.

$pK_1 = (3.404{,}71 / 301{,}16) + 0{,}03279 \times 301{,}16 - 14{,}84 = 11{,}3 + 9.87 - 14{,}84 = 6{,}33$.

$pK_2 = (2.902{,}39 / 301{,}16) + 0{,}02379 \times 301{,}16 - 6{,}50 = 9{,}64 + 7.16 - 6{,}50 = 10{,}3$.

$pK_w = (4.470{,}99 / 301{,}16) + 0{,}01706 \times 301{,}16 - 6{,}09 = 14{,}85 + 5{,}14 - 6{,}09 = 13{,}9$.

3. Encontrar pK_1', pK_2' y pK_w'.

$pK_1' = 6{,}33 - 0{,}09 = 6{,}24$,

$pK_2' = 10{,}3 - 0{,}27 = 10{,}03$,

$pK_w' = 13{,}9 - 0{,}09 = 13{,}81$.

4. Calcular $r_1 = 10^{(pK_1' - pH)} = 10^{(6{,}24 - 8{,}35)} = 10^{-2{,}11} = 7{,}76 \times 10^{-3}$.

5. Calcular $r_2 = 10^{(pH - pK_2')} = 10^{(8{,}35 - 10{,}03)}$ $10^{-1{,}68} = 0{,}02$.

6. Calcular los factores f.

$1 + 2r_2 = 1 + (2)(0{,}02) = 1{,}04$.

$f_1 = (1 + 7{,}76 \times 10^{-3}) / 1{,}04 = 1{,}00776 / 1{,}04 = 0{,}969$.

$f_2 = 0{,}00776 / 1{,}04 = 0{,}00746$.

$f_3 = 1 / 1{,}04 = 0{,}96$.

$f_4 = 0{,}02 / 1{,}04 = 0{,}0192$.

Tabla 10.4 Valores de pK_w para distintas temperaturas

Temperatura (°C)	*pK_w*
0	14,94
5	14,73
10	14,53
15	14,35
20	14,17
25	14,00
30	13,83
35	13,68

Tabla 10.5 Factores para corregir los valores de pK_1, pK_2 y pK_w y obtener pK_1', pK_2' y pK_w'

Conductividad (K_{25}, $\mu S\ cm^{-1}$)	*≈70*	*≈400*	*≈1.000*	*≈5.000*
pK_1' = pK_1 menos	0,02	0,03	0,05	0,09
pK_2' = pK_2 menos	0,05	0,10	0,14	0,27
pK_w' = pK_w menos	0,02	0,03	0,05	0,09

7. Calcular las concentraciones de las formas de CID: $A \times$ factor

CO_2 total = $50 \times 0{,}969 = 48{,}4$ mmolL^{-1}.

CO_2 libre = $50 \times 0{,}00746 =$ $0{,}37$mmolL^{-1}.

$HCO_3^- = 50 \times 0{,}96 = 48{,}0$ mmolL^{-1}.

$CO_3^{-2} = 50 \times 0{,}0192 = 0{,}96$ mmolL^{-1}.

Se pueden establecer porcentajes de cada forma respecto al CO_2 total:

CO_2 libre $\times$ 100 / CO_2 total = $0{,}37 \times$ $100/ 48{,}4 = 0{,}76\%$.

HCO_3/ CO_2 total = $48 \times 100 / 48{,}4 =$ $99{,}17\%$.

CO_3/ CO_2 total = $0{,}96 \times 100 / 48{,}4 =$ $1{,}98\%$.

Si los cálculos de las diferentes formas de CID se obtienen en mgL^{-1}, al sumarlos, el resultado no será igual al obtenido para el CO_2 total, a causa de los diferentes pesos moleculares de cada una de las formas del CID.

El pH

Ya que el pH está íntimamente relacionado con los cambios de acidez y basicidad, y con la alcalinidad, se considera conveniente discutir primero las bases de este concepto.

pH es una abreviatura para representar *potencial de hidrogeniones* (H^+) e indica la concentración de estos iones en el agua.

La notación pH expresa la intensidad de la condición ácida o básica de una solución. Expresa, además, la actividad del ion hidrógeno y se relaciona ampliamente con la acidez y la alcalinidad.

La *p* del pH se refiere al poder (potencial) de actividad del H^+. Por tanto, en una reacción ácida, la mayor actividad del H^+ aumenta el potencial desde la neutralidad (10^{-7} o pH = 7) hasta, por ejemplo, 10^{-4} (pH = 4). En reacciones de pH más básico, la actividad del H^+ disminuye desde la neutralidad hasta, por ejemplo, 10^{-10} (pH = 10) (Wetzel, 1981).

El pH se define como el logaritmo en base 10 del recíproco de la molaridad de los hidrogeniones y se expresa matemáticamente como:

$$pH = \log_{10} \frac{1}{[H^+]}.$$

El pH también puede definirse como el logaritmo negativo de la concentración de hidrogeniones en molesL^{-1} y se expresa como:

$$pH = -\log_{10} [H^+].$$

En un litro de agua pura hay 0,0000001 o sea 10^{-7} moles de H^+. Por tanto, el pH del agua pura a este valor es de 7 o neutro. Aplicando la fórmula anterior tenemos lo siguiente:

$$pH = -\log_{10} 10^{-7} = \log_{10} \frac{1}{10^{-7}} = 7.$$

La tabla 10.6 muestra la relación entre el pH y la normalidad de la acidez.

La constante de ionización del agua pura se expresa como:

$$H_2O \Leftrightarrow H^+ + OH^- \quad K_w = [H^+][OH^-] / [H_2O] = 10^{-14}.$$

Para agua pura a 25 °C.

$$pK_w = -\log_{10} K_w = -\log_{10} 10^{-14} = -(-14) = 14.$$

El valor de K_w varía con la temperatura,

así: a 0 °C y 1 atm es de $10^{-14,9435}$, mientras que a 30 °C y 1 atm será de $10^{-14,8330}$.

En agua completamente pura, la relación del número de H^+ y de OH^- es de 1,0, siendo, por tanto, la relación en general de carácter neutro, es decir, a una concentración de 10^{-7} expresada como moles L^{-1}.

En una solución neutra, el número de H^+ es igual al de OH^-, pero las masas difieren. Así, por cada tonelada métrica de moléculas de agua no disociada, habrá 0,1 mg de H^+ y 1,4 mg de OH^- (Cole, 1983).

$$[H^+] = [OH^-] = 10^{-7} \text{ a } 25\ ^\circ C,$$
$$pH = -\log_{10} 10^{-7} = -(-7) = 7.$$

Las concentraciones de H^+ y OH^- en las ecuaciones anteriores se expresan en átomo-gramos por litro (1 at-g L^{-1} = 1,008 g).

Al agregar ácido al agua se aumenta la concentración de H^+ y, como consecuencia, disminuye la concentración de OH^- en concordancia con la constante de disociación; por ejemplo, al añadir ácido para aumentar la $[H^+]$ a 10^{-4}, la $[OH^-]$ debe disminuir a 10^{-10}, en concordancia con lo expresado a continuación:

Tabla 10.6 Relación entre el pH y la normalidad de la acidez

pH	*Moles L^{-1} (normalidad de la acidez)*
0	10^1
1	10^{-1}
2	10^{-2}
3	10^{-3}
4	10^{-4}
5	10^{-5}
6	10^{-6}
7	10^{-7}
8	10^{-8}
9	10^{-9}
10	10^{-10}
11	10^{-11}
12	10^{-12}
13	10^{-13}
14	10^{-14}

$$[OH^-][H^+] = 10^{-14}\ [OH^-] = 10^{-14} / [H^+] = 10^{-14} / 10^{-4} = 10^{-14+4} = 10^{-10}.$$

Igual sucede al añadir una base al agua para aumentar la concentración de OH^-. Nunca la $[OH^-]$ o la $[H^+]$ será reducida a cero, por muy ácida o básica que sea la solución (Cole, 1983).

En ecosistemas con pH menores que 3, se aumentan las concentraciones de ácidos orgánicos disueltos, de H_2SO_4, HNO_3, y ácido oxálico, además del H_2CO_3 que se forma por acción de los microorganismos acuáticos. Cuando estos ácidos se disocian, aumenta la $[H^+]$ y disminuye el pH (Cole, 1983).

Lagos y lagunas con pH ácido se encuentran en regiones volcánicas. Ecosistemas con pH alto (mayor que 9) se hallan en regiones con balance hídrico negativo (precipitación menor que evaporación), en regiones donde los ecosistemas acuáticos son influenciados por el mar (reciben grandes cantidades de CO_3^{-2} y HCO_3^-), y en regiones ricas en Ca^{+2} (cársticas) (Cole, 1983).

Los valores de pH no pueden promediarse aritméticamente (Wetzel, 1981). Para estimar un valor medio: 1. se deben obtener los antilogaritmos de cada valor de pH; 2. sacar el promedio de los antilogaritmos; y 3. obtener el logaritmo de este promedio. Este es el valor del pH medio.

Ejemplo 10.2 Obtener el valor medio del pH sacado a tres profundidades. Los valores obtenidos en cada profundidad son: superficie = 7,5, 1,0 m = 7,1, y 10,0 m = 6,5.

1. Calcular los antilogaritmos: $pH = -\log_{10}[H^+]$, $\text{antilog}[H^+] = 10^{-pH}$
En la superficie = $10^{-7,5} = 3{,}16 \times 10^{-8}$.
A 1,0 m = $10^{-7,1} = 7{,}94 \times 10^{-8}$.
A 10,0 m = $10^{-6,5} = 3{,}16 \times 10^{-7}$.

2. Promediar los antilogaritmos: $(3{,}16 \times 10^{-8} + 7{,}94 \times 10^{-8} + 3{,}16 \times 10^{-7}) / 3 = 1{,}42 \times 10^{-7}$.

3. Obtener el valor del pH medio: $-\log_{10}(1{,}42 \times 10^{-7}) = 6{,}85$ que es un valor bien diferente del pH medio

obtenido si se hubiese sacado sumando (7,5 + 7,1 + 6,5) / 3 = 7,03.

Los valores de pH de la mayoría de lagos están entre 6 y 9, siendo la mayor parte del tipo "bicarbonatado", es decir, contienen cantidades variables de carbonatos y están regulados por el sistema tampón,

$$CO_2 — HCO_3^- - CO_3^{-2}.$$

Como el pH del agua puede ser modificado por actividad biológica o por intercambio del CO_2 con el aire, deben evitarse largos intervalos (que excedan unas pocas horas) entre la toma de la muestra y la medición del pH (MacKereth *et al.*, 1978).

Las muestras por medir, de forma inmediata o posterior, deben ser obtenidas en recipientes llenos en su totalidad. Para estimaciones precisas debe dejarse llenar el recipiente y permitir que su contenido sea intercambiado siquiera una vez por salida sin burbujeo, antes de medir el pH (MacKereth *et al.*, 1978).

Como el pH depende de la temperatura de la muestra, en trabajos precisos se debe informar la temperatura a la cual fue medido. Donde, como es usual, el principal sistema *buffer* proviene del sistema bicarbonato-carbonato, se espera que el pH disminuya aproximadamente 0,01 unidades por 1 °C de aumento. De esta manera, las medidas en un laboratorio a 25 °C darán aproximadamente 0,2 unidades de pH por debajo de aquellas medidas en el campo en un río o en un lago frío (a 5 °C). Esta dependencia de la temperatura es más marcada en aguas ácidas (pH < 5) o básicas (p > 9) en las que las concentraciones de $[H^+]$ y $[OH^-]$ son apreciables (McKereth *et al.*, 1978); pero cuando se mide con el aparato, la temperatura está calibrada en la medición.

Las algas remueven CO_2 para su actividad fotosintética y, como consecuencia, el pH aumenta. Igual sucede cuando se remueve el CO_2 por aireación: el pH cambia a valores entre 8 y 9 en aguas de alcalinidad moderada. Al incrementarse el pH, las formas de alcalinidad cambian y el CO_2 puede ser extraído por las algas de las formas combinadas del carbono (HCO_3^- y CO_3^{-2}):

$$2HCO_3^- \leftrightarrow CO_3^{-2} + H_2O + CO_2,$$
$$CO_3^{-2} + H_2O \leftrightarrow 2OH^- + CO_2.$$

En definitiva, la remoción del CO_2 por las algas tiende a cambiar en las formas de alcalinidad presentes, desde bicarbonato a carbonato, y de carbonato para hidróxido. Durante estos cambios, la alcalinidad permanece constante y las algas pueden continuar extrayendo CO_2 del agua hasta alcanzar un pH alto, generalmente en un rango entre 10 y 11 (Sawyer y McCarthy, 1978).

Valores de pH en aguas neotropicales

Los valores de pH en aguas naturales varían entre 6,0 y 9,0. La tabla 10.7 presenta los valores registrados en algunos ecosistemas neotropicales y sus respectivos rangos. Nótese como el río Amazonas y algunos de sus tributarios en las partes bajas registran valores hasta 4,5; estos se presentan en cauces muy lentos y con abundante materia orgánica en descomposición. Un ejemplo muy particular es el río Vinagre, localizado en el Parque Natural Puracé (Colombia), el cual nace en la vertiente occidental del volcán Puracé y presenta valores de pH con rangos entre 1,5 y 2,5.

Los lagos naturales de altas montañas presentan valores de pH entre 6,5 y 7,5, con excepción de lagos de turberas en los páramos andinos, que registran valores de 4,0 y 5,0. Los lagos y ciénagas de las partes bajas tropicales exhiben rangos de pH más amplios (5,0 a 9,0) dependiendo de su estado trófico y su alcalinidad. Los embalses, por su parte, presentan valores entre 6,5 y 8,0, en concordancia también con su grado de eutrofización.

Con la profundidad, el pH varía poco en lagos polimícticos y oligomícticos de altas montañas tropicales. Pero en embalses, donde se presentan estratificaciones térmicas, químicas e hidráulicas por períodos prolongados de retención de agua, los valores pueden variar

Tabla 10.7 Valores de alcalinidad y pH de algunos ecosistemas acuáticos neotropicales

Tipo de ecosistema	*Alcalinidad ($mgCaCO_3\ L^{-1}$)*	*pH*
Ríos		
Amazonas y tributarios en partes bajas	1,0≤10,0	4,5-6,9
Amazonas en partes altas	10	6,5-7,5
Cauca	10,0-60,0	6,0-8,0
Magdalena	10,0-60,0	6,5-8,0
La mayoría de ríos y quebradas andinas	10,0-50,0	6,5-7,5
Vinagre (Parque Puracé-Colombia)	0,0	1,5-2,5
Lagos naturales de altas montañas		
La Tota (Boyacá-Colombia)	30,0-80,0	6,5-8,5
La Cocha o lago Guamuez (Nariño-Colombia)	20,0-30,0	6,5-7,5
Laguna San Rafael (Parque Puracé-Colombia)	10,0-20,0	6,0-7,0
Laguna El Buey (Parque Puracé-Colombia)	10,0-30,0	7,5-8,5
Laguna Fúquene (Cundinamarca-Colombia)	20,0-60,0	7,0-8,5
Turberas en páramos andinos	<1,0	4,0-5,0
Lagos y lagunas en partes bajas		
Lago Saraiva (Amazonas-Perú)	5,0-10,0	5,0-6,0
Lago Tarajota (Amazonas-Colombia)	5,0-10,0	5,0-6,0
Ciénagas varias (norte de Colombia)	7,0-300,0	7,0-9,0
Laguna del Parque Norte (Medellín-Colombia)		
Laguna Jardín Botánico (Medellín-Colombia)	200,0-300,0	8,0-8,5
	300,0-400,0	7,8-7,9
Embalses		
Promedio de 17 embalses de São Paulo (Maier y Takino, 1985)	7,0-30,0	6,5-7,5
Promedio para seis embalses del oriente antioqueño (Colombia) (varias fuentes)	10,0-40,0	6,5-7,5
Río Grande (Antioquia)	10,0-40,0	6,5-7,5
Piedras Blancas (Medellín)	10,0-40,0	6,5-7,5
Porce II (Antioquia)	60,0-90,0	7,5-8,4

en más de una unidad entre superficie y fondo. Por ejemplo, en una columna de agua de aproximadamente 25 m en el embalse La Fe, en el municipio de El Retiro, el pH puede mostrar en la superficie un valor de 8,0 y de 6,0 en el fondo (véase figura 10.4).

Sistema buffer

Este es un concepto ampliamente relacionado con la alcalinidad. Según Cole (1983) son soluciones que resisten cambios en la concentración de H^+ al entrar en contacto con otras soluciones ácidas o básicas. Un ácido débil llega a ser un *buffer* cuando se añaden sustancias básicas, y una base débil puede llegar a serlo cuando se agrega un ácido.

Una mezcla de fosfatos ácido y básico es un *buffer* común. Su pH puede determinarse así:

$$pH = pH_{\textit{inicial del buffer}} + \log (C_{base} / C_{ácido}),$$

donde:

C es la concentración molar del ácido y su base conjugada.

Por ejemplo, un *buffer* de pH = 6,8 se hace mezclando un ácido débil (Na_2HPO_4) y una base débil (NaH_2PO_4). Si la mezcla incluye una concentración molar 0,06 de NaH_2PO_4 y una 0,04 de Na_2HPO_4; su pH sería:

$$pH = 6,8 + \log(0,06 / 0,04) = 6,8 + 0,18 = 6,98.$$

Si se añade 0,01 mol de HCl^-, entonces:

$$pH = 6,8 + \log(0,05/0,05) = 6,8 + 0 = 6,8.$$

Al añadir 0,01 mol de NaOH, el pH de la solución *buffer* será:

$$pH = 6,8 + \log(0,07 / 0,03) = 6,8 + 0,37 = 7,17.$$

En conclusión, comenzando a un pH de 6,98, el sistema *buffer* varió entre 0,18 (6,98 – 6,80 = 0,18) y 0,19 (7,17 – 6,98 = 0,19) unidades con la adición de cantidades considerables de ácido y base fuertes. En contraste, 1 L de solución 0,1 molar de NaCl no tamponada puede cambiar de un valor pH de 7,0 a 2,0 adicionando tan solo 0,01 mol de HCl^-.

Alcalinidad

Está asociada, generalmente, con las formas de CID presentes en el agua. No tiene que ver con la terminología del pH, pues aguas con pH ácido pueden tener alcalinidad alta. Es un índice de la naturaleza de las rocas dentro de una cuenca de drenaje y el grado en que han sido sometidas a la acción del tiempo; entra en el cálculo del CO_2 total disuelto usado para determinar el metabolismo del carbono en un ecosistema. Se modifica por cualquier proceso que envuelva producción o eliminación de iones H^+, OH^- y bases de ácidos débiles (Cole, 1983; Esteves, 1998).

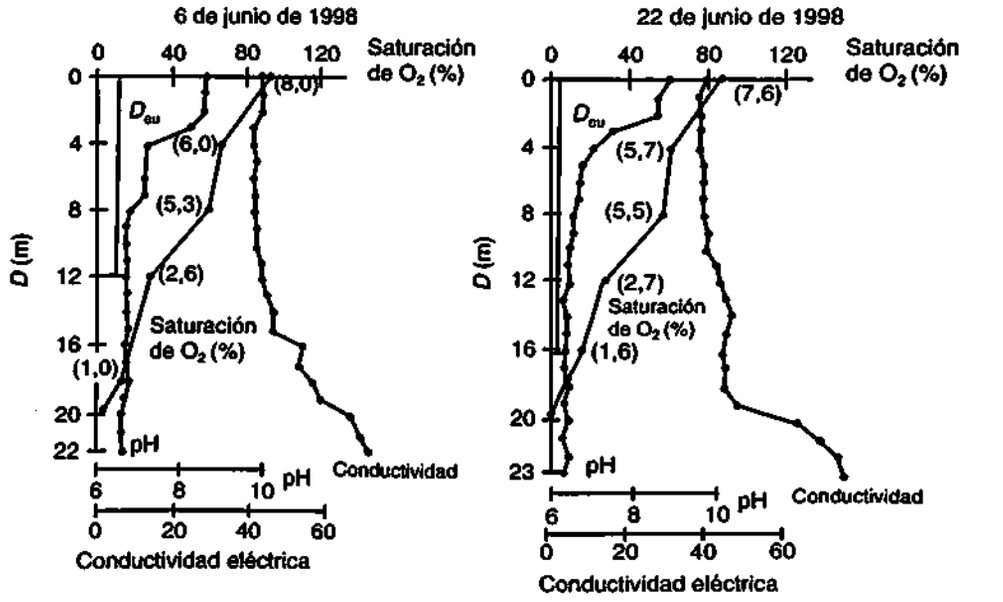


Figura 10.4 Variación vertical del porcentaje se saturación de O_2, el pH y la conductividad durante junio de 1998 en la presa del embalse La Fe de El Retiro, Antioquia (Colombia)

Fuente: tomada de Hernani y Ramírez, datos sin publicar.

Se define como el número de protones (H^+) necesarios para neutralizar las bases presentes en el agua; por ello, mide la capacidad de esta para neutralizar ácidos. Otra forma de abordar este concepto es considerándolo como la medida del contenido total de sustancias alcalinas.

La Asociación Internacional de Oceanografía Física en 1939 la definió como el número de miliequivalentes de H^+ neutralizados por un litro de agua de mar. Esta definición reconoce que, a pesar de la mayor influencia de HCO_3^- y CO_3^{-2}, los boratos (H_4BO^{-4}) responden, al menos en las muestras marinas, por cerca del 5% de la alcalinidad. En conclusión, las aguas naturales contienen iones negativos adicionales que reaccionan con el H^+ y estos no solamente provienen de las formas del CID.

Se expresa generalmente en miliequivalentes de HCO_3^- o carbonato, aunque otros iones contribuyen a ella:

$$50\ mgCaCO_3\ L^{-1} = 1\ mEq\ L^{-1}$$ sin referencia a CO_3^{-2} o HCO_3^-.

Como ya se dijo, el agua que contenga algo de H_2CO_3 y una de sus sales se califica como una solución *buffer*. A esto se ajustan la mayoría de las aguas naturales. Aguas con alcalinidades altas restringen los cambios bruscos de pH. Sin embargo, en el mismo tipo de aguas con concentraciones muy bajas de metales alcalinotérreos y de metales alcalinos, habrá poco bicarbonato y, por tanto, baja alcalinidad, a causa del complejo carbónico-carbonatos.

Determinación de la alcalinidad

Los H^+ procedentes del H_2SO_4, 0,02N son neutralizados inicialmente por los OH^- libres y los disociados provenientes de la hidrólisis de carbonatos y bicarbonatos, como se muestra a continuación:

$$CO_3^{-2} + H_2O \rightarrow HCO_3^- + OH^-,$$
$$HCO_3^- + H_2O \rightarrow H_2CO_3 + OH^-.$$

Los H^+ provenientes del H_2SO_4 0,02N reaccionan con los OH^- así:

$$H^+ + OH^- \rightarrow H_2O,$$
$$H^+ + CO_3^{-2} \rightarrow HCO_3^-,$$
$$H^+ + HCO_3^- \rightarrow H_2CO_3.$$

La titulación se efectúa en dos etapas sucesivas, definidas por los puntos de equivalencia para HCO_3^- y H_2CO_3, que se indican electromecánicamente o por medio de indicadores (véase figura 10.5).

Para la titulación electromecánica se agrega H_2SO4 0,02N, es decir H^+, hasta que todo el CO_3^{-2} y el HCO_3^- pasen a CO_2 + H_2CO_3 a un pH de 4,35 aproximadamente, el cual se monitoriza en la muestra mediante un medidor de pH. Considerando el volumen ácido gastado, se usa la siguiente fórmula para hallar el valor de la alcalinidad en mg-$CaCO_3\ L^{-1}$:

$$\text{Alcalinidad } (mgCaCO_3\ L^{-1}) = (V_{ácido}\ N_{ácido}\ F)\ (V_{muestra})^{-1},$$
$$F = (PM \text{ del } CaCO_3 \times 1.000)\ z^{-1} = 100.000 / 2 = 50.000,$$

donde:

PM es el peso molecular del $CaCO_3$, igual a 50.

1.000 es el factor para convertir litros a mililitros.

z corresponde al número de miliequivalentes del $CaCO_3$, igual a 2.

La fenolftaleína y el naranja de metilo (o metil naranja) son los indicadores más comunes para determinar la alcalinidad. Si al agregar fenolftaleína a la muestra de agua toma color rosado, el pH es superior a 8,3, indicando que no hay CO_2 libre, pues todo se presenta como CO_3^{-2} y HCO_3^-. Si al agregar la fenolftaleína la muestra no desarrolla color, indica que el pH es menor que 8,3, y por tanto el CID está presente bajo las formas de HCO_3^- y CO_2 libre.

Si el agua se torna color naranja, al agregar naranja de metilo a la muestra, el pH estará entre 4,5 y 8,3 y el carbono inorgánico disuelto se encontrará en parte como CO_2 libre y en parte como HCO_3^-. Si se continúa

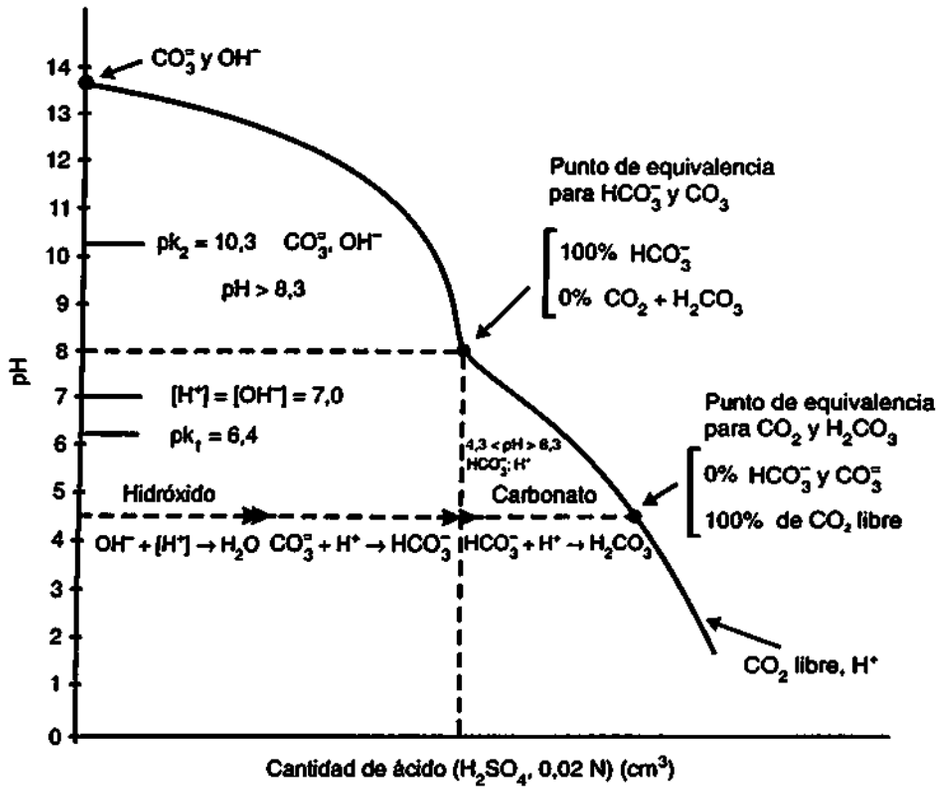


Figura 10.5 Curva de titulación de la alcalinidad

Fuente: tomada de modificada de Sawyer y McCarty (1967, 1978).

titulando con ácido sulfúrico, llega un momento en el cual la muestra de agua se torna amarilla, lo que indica que se ha llegado a un pH de 4,5; esto significa que todo lo que había como reserva de CO_2 contenida en el CO_3^{-2} y el HCO_3^- fue llevada hasta CO_2 libre. Esta alcalinidad es la que se denomina naranja de metilo. La suma de estas dos alcalinidades se conoce como *alcalinidad total.*

La alcalinidad total en las aguas donde predominan las bases conjugadas del H_2CO_3 (CO_3^{-2}, HCO_3^-), se puede expresar de la siguiente manera (Carmouze 1994):

Alcalinidad total es aproximadamente igual a la alcalinidad por carbonatos = $2[CO_3^{-2}] + [HCO_3^-]$.

Entonces, como los H^+ (a pH < 5,5) y los OH^- (a pH > 8,5) no son despreciables:

$$\text{Alcalinidad total} = 2[CO_3^{-2}] + [HCO_3^-] + [OH^-] - [H^+].$$

En aguas marinas, los boratos $B(OH)_3$ y $B(OH)_4$ relacionados por la reacción $B(OH)_3 + H_2O \leftrightarrow B(OH)_4 + H^+$, también son responsables de la alcalinidad. Entonces, reconociendo su efecto, la ecuación para la alcalinidad total se expresa así (Carmouze 1994):

$$\text{Alcalinidad total} = 2[CO_3^{-2}] + [HCO_3^-] + [OH^-] + [B(OH)_4] - [H^+].$$

Además de la alcalinidad por carbonatos y bicarbonatos, en las aguas dulces y marinas puede existir alcalinidad por fosfatos (proveniente de PO_4^{-3}, HPO_4^{-2}, $H_2PO_4^-$) que también producen iones OH^-:

$$\text{Alcalinidad total} = 2[CO_3^{-2}] + [HCO_3^-] + [OH^-] + [B(OH)_4] + [(HPO_4)^{-2}] + \cdots - [H^+]$$

Para los valores de pH entre 4 y 10, las bases más encontradas son $SiO(OH)^{-3}$, SH^- $(HPO_4)^{-2}$ y $(NH_4)^+$, las cuales son formas receptoras de protones que se equilibran con las bases conjugadas, como mostraremos a continuación, y que son también responsables de la alcalinidad (Carmouze, 1994):

$$H_4SiO_4 \leftrightarrow SiO(OH)^{-3} + H^+,$$

$$(H_2PO_4)^- \leftrightarrow (HPO_4)^{-2} + H^+,$$

$$H_2S \leftrightarrow HS^- + H^+,$$

$$NH_4 \leftrightarrow NH_3 + H^+.$$

Entonces, una ecuación que resuma los efectos globales de los iones que intervienen en la alcalinidad sería la siguiente (Carmouze, 1994):

$$\text{Alcalinidad total} = 2[CO_3^{-2}] + [HCO_3^-] + [OH^-] + [B(OH)_4] + [SiO(OH)^{-3}] + [(HPO_4)^{-2}] + [HS^-] + \cdots - [H^+].$$

En aguas muy ácidas (pH < 5), la alcalinidad llega a cero y es sustituida por la acidez debida al ácido libre. En estas condiciones, el H^+ es el mayor ion y la $[H^+]$ se calcula a partir del pH como antilog (–pH) en $molL^{-1}$ o EqL^{-1}. En menor grado, esto puede aplicarse al ion OH^- en aguas muy alcalinas; su concentración (en $molL^{-1}$ o EqL^{-1}) se calcula como antilog (pH – pK_w') (MacKereth *et al.*, 1978).

La alcalinidad total brinda una caracterización general del agua de una manera más aproximada que la conductividad o cualquier otra variable conservativa. Esto se debe a su relación con otras características generales como el contenido iónico total (conductividad), la concentración de calcio (excepto en aguas de alta alcalinidad (>5 *mEq* / L) y el pH. Un pH alto puede indicar una alta alcalinidad, considerable agotamiento de CO_2 libre o ambos (Carmouze, 1994).

11

Carbono orgánico

Puede agruparse en dos categorías: *detrítico* y carbono orgánico *particulado de la biota (COP-biota)*. El carbono orgánico detrítico comprende el carbono orgánico disuelto (COD) y el carbono orgánico particulado detrítico (COP-detrítico). Por dificultades en la separación del COP-detrítico del COP-biota, muchos lo determinan conjuntamente y lo llaman carbono orgánico particulado total (COPT) o carbono orgánico total. Sin embargo, el COP-biota es una fracción pequeña del COPT.

Para separar el COD y el COP-detrítico se usa la filtración de una muestra de agua a través de filtros libres de materia orgánica, lo que se logra inicinerándolos previamente a 500 °C, y de diámetro de poro (ϕ) de 0,45 µm.

Los términos *material orgánico total* (MOT), *material orgánico disuelto* (MOD) y *material orgánico particulado* (MOP) son análogos a COT (carbono orgánico total, TOC en inglés), COD (DOC en inglés) y COP (POC en inglés).

El *carbono orgánico coloidal* forma parte del COD, pero por dificultades en la separación, se considera conjuntamente con él (Esteves, 1998) (véase figura 11.1).

La absorbancia de la luz ultravioleta a 254 nm (UV_{254}) es un método simple y rápido para estimar la concentración de material orgánico en el agua. La razón UV_{254}/ COD da un estimativo de la abundancia del material absorbente de UV por unidad de carbono disuelto. Esta razón permite comparar la aromaticidad de varios materiales húmicos. Las unidades aromáticas de las sustancias húmicas absorben luz ultravioleta (LUV) de varias longitudes de onda (Keskitalo y Eloranta, 1999).

COP-detrítico

Puede encontrarse bajo las siguientes denominaciones: seston orgánico, material orgánico en suspensión, detrito orgánico particulado, sólidos suspendidos volátiles, detrito particulado o biodetrito. Forma una gran parte del COPT y muchas veces proviene de la resuspensión del sedimento, que generalmente se relaciona con el crecimiento de bacterias; es procesado por la cadena alimenticia de detritos consistente en bacterias que se depositan sobre él.

La organización de la cadena microbiana es similar a la de la cadena alimenticia de los metazoos, pero 1. aquella comienza con COD (materia orgánica disuelta); y 2. nanoflagelados heterotróficos y ciliados cumplen el papel de predadores. Las cadenas microbianas se acoplan a las cadenas de metazoos cuando los protozoos constituyen un buen alimento para muchos zooplánctéres, principalmente metazooplancton; por ejemplo: si el zooplancton es dominado por *Daphnia*, se produce un alto consumo de fitoplancton, flagelados y

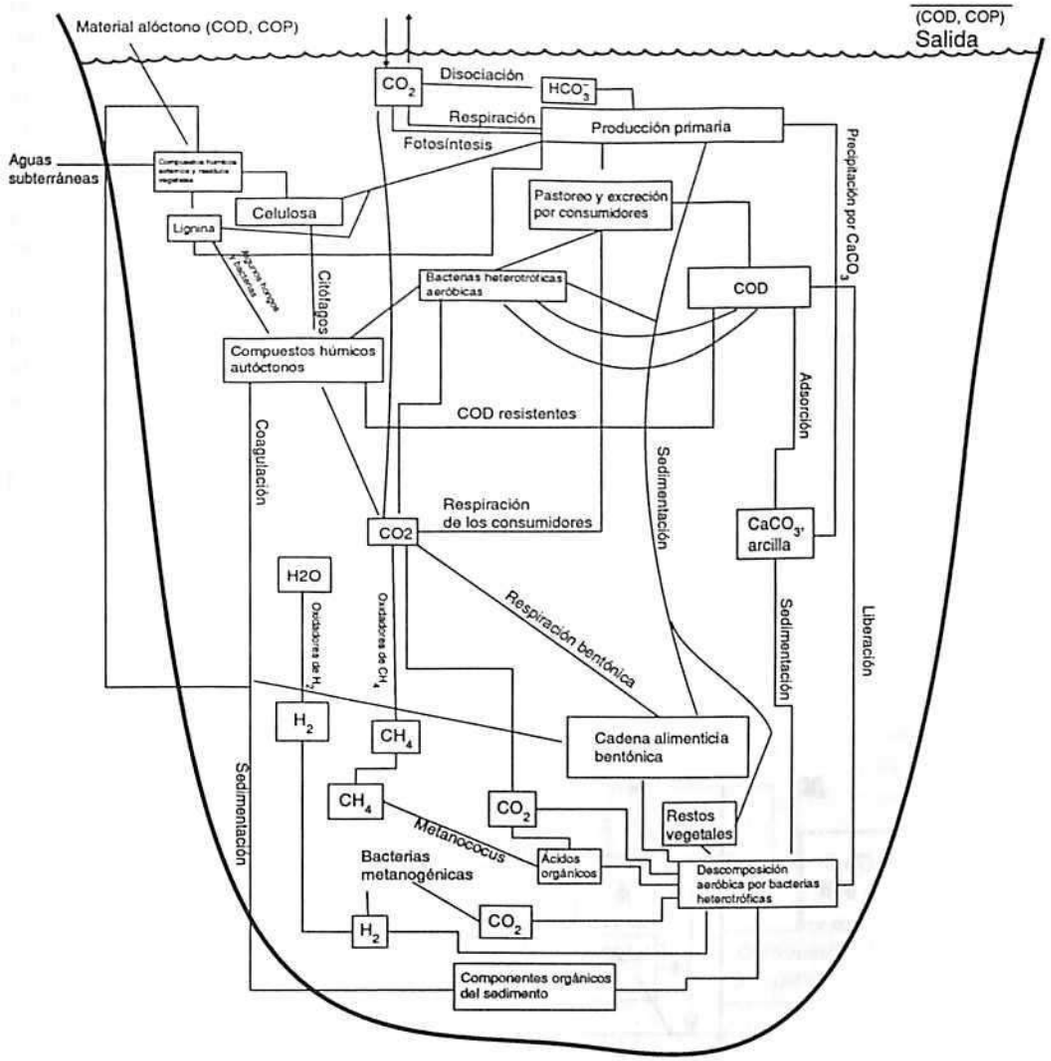


Figura 11.1 Ciclo del carbono orgánico en un lago hipotético

Fuente: tomada de Esteves (1998).

ciliados comestibles; consecuentemente, hay predominio de fitoplancton no consumible y disminución de la abundancia y diversidad de protozoos herbívoros. Se reduce entonces el consumo de bacterias por protozoos y se presenta una dominancia de pequeñas bacterias (que no son consumidas generalmente por *Daphnia*) (véase figura 11.2).

Pero si el zooplancton está dominado por rotíferos y cladóceros pequeños, entonces se origina un predominio de fitoplancton pequeño, incremento de protozoos (algunos comen fitoplancton, pero principalmente bacterias), aumento de la población bacteriana de tipo filamentoso y de agregados bacterianos que son resistentes al pastoreo por

protozoos (Lampert y Sommer, 1997) (véase figura 11.2).

Los organismos bentónicos e insectos acuáticos asimilan primero los sustratos más ricos en proteína microbiana (proteína de los microorganismos sobre el sustrato).

El COP-detrítico es una fuente de energía alóctona muy importante en ríos y riachuelos; por ejemplo, según Fisher y Likens (1973), en el riachuelo Bear (Estados Unidos) la fuente alóctona de energía equivalía al 99,8%, de la cual 53% era COP-detrítico. Fittkau (1967) justifica la alta densidad de los igarapés de la región amazónica a través de la concentración de COP-detrítico.

Si la resistencia de los productores primarios a la herbivoría es alta, entonces la cadena de detritos adquiere mayor importancia. El componente principal de esta cadena son las bacterias y los hongos. Existe controversia sobre si la fuente alimenticia directa es el detrito mismo o los microorganismos asociados a él. Parece que depende del tipo de organismo detritívoro. La eficiencia ecológica para los detritívoros es baja, por el alto porcentaje de compuestos refractarios.

En los lagos dominados por producción primaria autóctona, la variabilidad temporal (diaria, estacional) y espacial de la cadena de los detritos es relativamente pequeña e indica

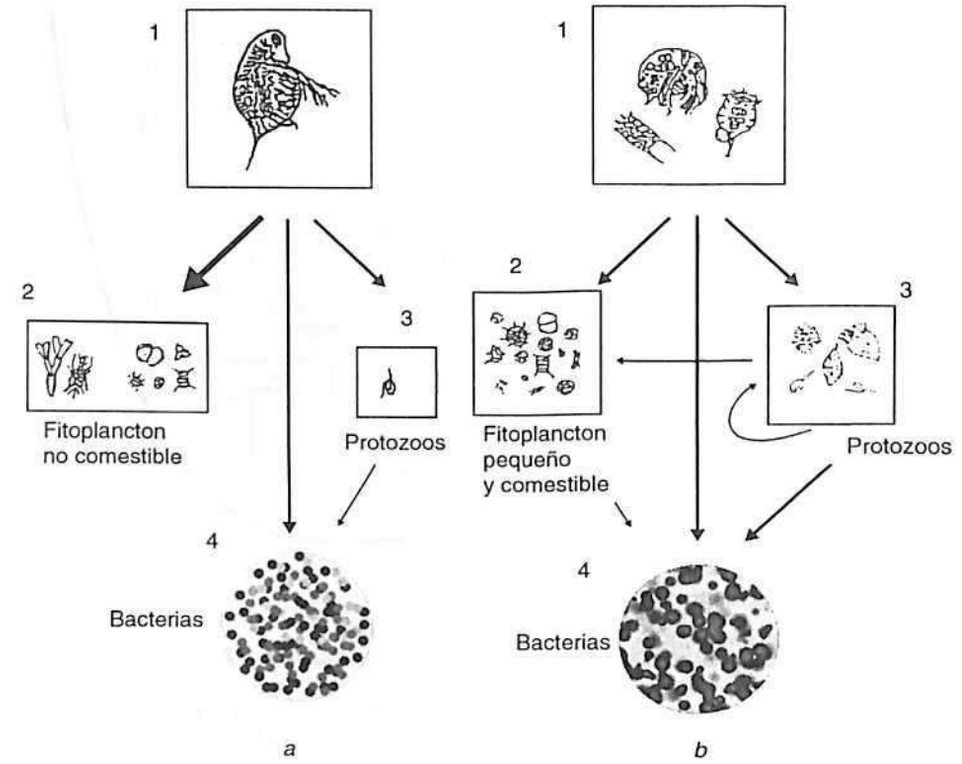


Figura 11.2 Cambios en la estructura de tamaños de bacterias por influencia de la talla de los organismos de la comunidad zooplanctónica. Las dimensiones de los cuadros representan la disminución o incremento. El grosor de las flechas indica la preferencia por una u otra forma de alimento.

Fuente: tomada de Lampert y Sommer (1997).

que esta fuente puede ser de menor importancia en la reserva de COD.

Carbono orgánico disuelto

Se origina en la descomposición de plantas y animales y productos de excreción de estos organismos (véase figura 11.3). Los componentes principales son proteínas, carbohidratos, lípidos y compuestos húmicos.

Birge y Juday (1934) estudiaron 500 lagos de Wisconsin (Estados Unidos); la concentración de COD fue 10 veces mayor que la de COP-detrítico. La concentración de COD, sumada con la de COP-detrítico, muchas veces es mayor que la del carbono orgánico de la biomasa viva. Gran número de investigaciones han corroborado lo anterior.

Rai y Hill (1981*b*, en Esteves, 1998) en el lago Tupé encontraron que entre el 71 y el 90% del COT estaba constituido por COD (véase figura 11.4).

La concentración de COD está relacionada con el estado trófico del cuerpo de agua y con el tipo de influencia a que está sometido (contribución alóctona, contaminación, etc.) (véase tabla 11.1).

También está relacionada con la herbivoría del zooplancton sobre el fitoplancton: Lampert (1978) halló que el 17% del carbono de la biomasa fitoplanctónica era liberado por herbivoría de *Daphnia pulex*. Además, también está en relación con el material fecal del zooplancton.

Las fuentes principales de COD son el fitoplancton y las macrofitas acuáticas durante la fase vegetativa y la senescencia, a través de la autólisis celular, influenciada principalmente por el estado fisiológico y fenológico de las

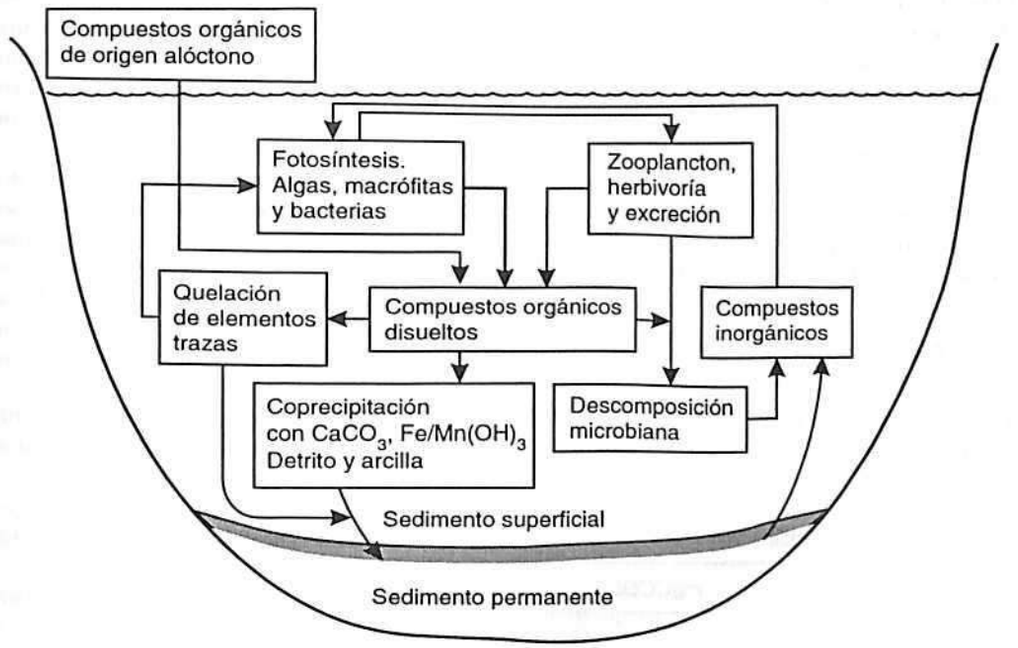


Figura 11.3 Fuentes, transformaciones y funciones del carbono orgánico disuelto en un ecosistema acuático lenítico

Fuente: tomada de Esteves (1998).

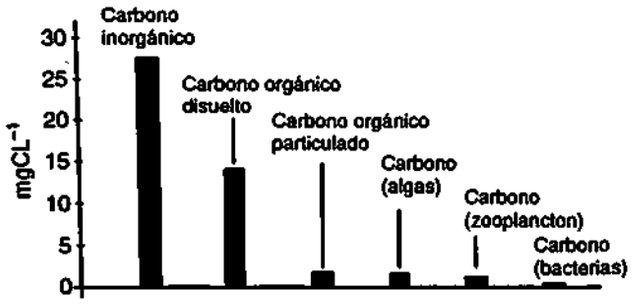


Figura 11.4 Concentración de diferentes formas de carbono en un lago de Estados Unidos

Fuente: modificada de Esteves (1998).

plantas. Sin embargo, algunas sustancias como el ácido glicólico y otras se producen todo el tiempo de vida de la planta.

Parece existir relación inversa entre la concentración de COD y la de nutrientes en el medio; por tanto, en los lagos más eutróficos hay menor excreción de COD. Además, a menor tamaño del cuerpo de agua, mayor importancia del COD.

Los compuestos excretados como ácido glicólico, carbohidratos, péptidos, aminoácidos, enzimas, sustancias volátiles, aldehídos, cetonas, aminas, vitaminas, antibióticos, toxinas, sustancias productoras de mal olor y sabor, son también fuentes de COD.

Importancia del COD

Es una fuente considerable de energía para bacterias y algas cianofíceas. Es, además, un agente de interferencia en la fotosíntesis, ya que altera la penetración de luz. Es también un agente precipitador de iones notable, por ejemplo:

$Ca(OH)_2$ + ácidos húmicos ↔
Ca-humato + $2CO_2$ + $2H_2O$.

También forma complejos con metales pesados como Cd, Zn, Cu, Ni, Pb, Co, Mn, Mg, Cr, que una vez formado el complejo van a los sedimentos.

Se ha estimado que el consumo de permanganato, expresado en g $KMnO_4$ / m^3 dividido por 4, da aproximadamente la cantidad de COD en el agua.

Tabla 11.1 Concentración de COD en diferentes tipos de lagos templados

Tipo de lago	*mgCODL⁻¹*
Oligotrófico	0,5-3
Mesotrófico	5-10
Lago rodeado de selva	10-20
Lagos contaminados	15-30

Fuente: tomada de Esteves (1998).

Principales formas del COD

Sustancias húmicas: son biopolímeros de peso molecular entre 30 y 30.000 unidades de masa atómica (uma) que contienen grupos fenólicos y carboxílicos con bajo número de grupos alifáticos, color amarillo a negro, y son refractarios.

Están presentes en todas las aguas naturales, se encuentran en concentración menor en las aguas subterráneas y en el agua de mar (0,1-0,5 gm^{-3}). Su concentración en lagos va desde pocos gm^{-3} hasta 15 gm^{-3}. En turberas y en la parte baja de ríos pequeños la concentración de sustancias húmicas es mayor que 60 gm^{-3}.

De acuerdo con su solubilidad en medio ácido o básico, las sustancias húmicas se clasifican en:

1. *Ácidos húmicos:* fracción insoluble en condiciones ácidas (pH < 2), pero soluble en pH alto.
2. *Ácidos fúlvicos:* fracción soluble bajo todas las condiciones de pH. Son la mayor fracción en el agua; dan el color amarilloso a los cuerpos de agua.
3. *Huminas:* obtenidas únicamente de material sólido; fracción insoluble en agua a ningún pH.

Las sustancias húmicas se presentan en el agua como moléculas disueltas, suspensiones coloidales y como material particulado. La porción más estudiada es la disuelta. Son la mayor fracción del COD en lagos. En la mayoría de las aguas superficiales, las sustancias húmicas responden por cerca del 50% del COD. En aguas fuertemente coloreadas, las sustancias húmicas pueden responder hasta por el 90%. Se originan en comunidades planctónicas (especialmente fitoplancton), comunidades de macrofita en la región litoral. En general, la contribución alóctona es mayor que la contribución autóctona.

De acuerdo con la concentración de sustancias húmicas, Keskitalo y Eloranta (1999) clasifican los lagos finlandeses en oligohúmicos, mesohúmicos y polihúmicos; pueden existir lagos oligo y eutróficos dentro de esta clasificación; por ejemplo, eutrófico oligohúmico o eutrófico polihúmico.

Los lagos con sustancias húmicas fueron incluidos en la tipología de lagos por Naumann (1921), quien acuñó para ellos el término *distrofia*. Se caracterizan porque presentan sedimentos con precipitados alóctonos de coloides húmicos (sedimento tipo *dy*, con color pardo o pardo negruzco, con los mismos constituyentes del sedimento tipo *gyttja;* esto es, de formación coprogénica, pero con partículas húmicas pardas; por ello, puede decirse que el *dy* es un *gyttja* mezclado con coloides de ácidos húmicos), aguas altamente coloreadas donde la atenuación lumínica ocurre principalmente por el agua más las sustancias disueltas (KH_2O) y material arcilloso en muchos casos. En estos lagos, el clima óptico está dominado por las longitudes roja y verde del espectro (Keskitalo y Eloranta, 1999).

El grado de distrofia se determina por la razón entre los coeficientes de extinción del verde y el rojo, cuyo resultado se interpreta así: para aguas oligohúmicas, el valor de la razón es menor que 1,2; en las aguas mesohúmicas cae entre 1,2-1,8; y en las polihúmicas la razón es mayor que 1,8 (véase tabla 11.3).

Los lagos húmicos tienden a ser ejemplos de ecosistemas oligotróficos por naturaleza, a causa de la poca penetración lumínica, el pH ácido y la baja concentración de nutrientes inorgánicos, todos los cuales reducen la riqueza de especies de la comunidad fitoplanctónica.

Järnefelt (1952, 1956) encontró una riqueza numérica media de 71,1 taxones (n = 44) en lagos eutróficos finlandeses; en lagos diseutróficos la riqueza fue de 69,1 (n = 70). En oligotróficos oligohúmicos se halló un valor medio de 44,4 y de 38,4 taxones en lagos meso a polihúmicos. Eloranta (1974) también encontró un número bajo de taxones en lagos altamente coloreados (véase tabla 11.4).

Eloranta (1968*a*), con base en muestras provenientes de 58 lagos finlandeses, los dividió en cinco grupos: eutrófico, diseutrófico, mesotrófico, oligotrófico y ácido-oligotrófico. Los lagos eutróficos presentaron una mayor riqueza media, con 109 taxones; los diseutróficos, 79; los ácido-oligotróficos, 44. La riqueza de clorococales fue de 38,4 taxones en los eutróficos y 18,4 en los diseutróficos.

En los lagos húmicos, la atenuación rápida genera calentamiento del agua y produce estratificación térmica aguda, reforzada por el hecho de que muchos de ellos se encuentran protegidos por selvas que reducen la acción del viento (véase figura 11.6).

Estos lagos presentan alta concentración de compuestos orgánicos de origen alóctono, que incrementan el consumo de oxígeno en la columna de agua, por lo que el fondo puede llegar a estar desoxigenado. En ellos, los

Tabla 11.2 Concentración media de COD en cuerpos de agua de diferentes climas

Clima	*COD (gm^{-3})*
Ártico y alpino	2
Taiga	10
Templado frío	3
Templado cálido	7
Áridos	3
Trópicos húmedos	6
Pantanos y humedales	25

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

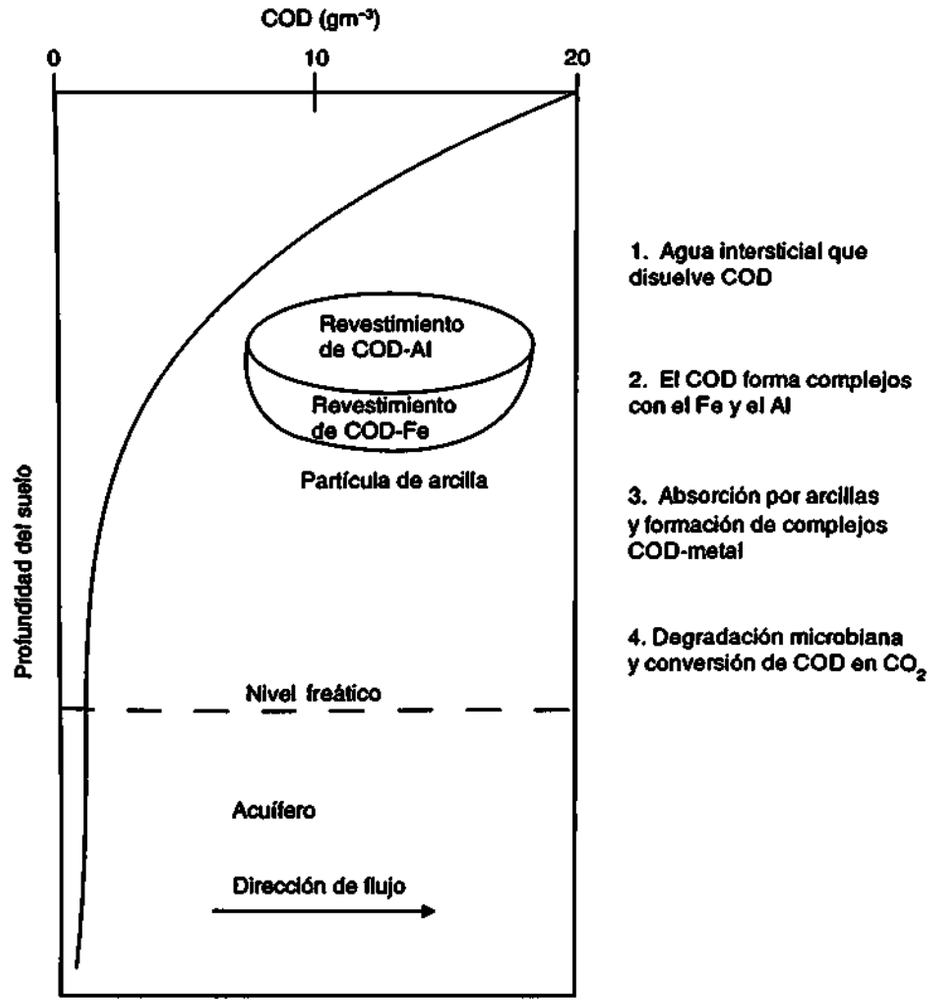


Figura 11.5 Disminución del COD en las aguas intersticiales del suelo

Fuente: modificada de Keskitalo y Eloranta (1999).

compuestos húmicos actúan como quelantes, que protegen contra los efectos dañinos de los iones libres de aluminio o contra los daños de pH bajos (Keskitalo y Eloranta, 1999).

Las clasificaciones tróficas tradicionales basadas en índices (índice de estado trófico-IET de Carlson), visibilidad Secchi, series de indicadores y cocientes (como los de Thunmark, 1945; Nygaard, 1949; Järnefelt, 1952), usadas en aguas de bajo contenido húmico y alta conductividad dan resultados razonables en ellas; en las aguas pardas esos sistemas no funcionan (Keskitalo y Eloranta, 1999).

Järnefelt (1963) agrupó los lagos finlandeses en cinco tipos de acuerdo con el nivel de trofia y con su contenido de sustancias húmicas. Las diferencias en el contenido de sustancias húmicas en estos cinco tipos de lagos

son a causa especialmente de la transparencia, el color del agua y la DQO medida como consumo de $KMnO_4$, como se observa en la tabla 11.5.

Según Jones y Arvola (1984) en los lagos pequeños localizados en selvas del Evo, en el sur de Finlandia (n = 14 lagos), los valores del color estuvieron estrechamente relacionados con los valores de COT y DQO en el agua (véase tabla 11.6, figura 11.7).

Los lagos pequeños son a menudo más pardos que los grandes, por las cargas de sustancias húmicas, las cuales pueden ser relativamente mayores. Sin embargo, no se halló una correlación significativa entre el logaritmo del área y el color en una zona que contenía lagos grandes y pequeños (n = 104 lagos) (véase figura 11.8).

Según Naumann (1922), los lagos húmicos son distróficos y pueden a su vez ser oligotróficos o eutróficos.

Sustancias no húmicas: conformadas por compuestos nitrogenados: aminoácidos libres, péptidos y proteínas, carbohidratos solubles (mono, oligo y polisacáridos), lípidos totales (triglicéridos, ácidos grasos, etc.), vitaminas y enzimas (B_1, B_{12} y H), cuyas concentraciones están en el orden de nanogramos.

Los lagos de color pardo son comunes en las regiones templadas, en las regiones boreales frías y en las zonas tropicales. La fuente dominante de carbono orgánico para las aguas superficiales son los humedales.

La combinación de producción primaria y tasas de descomposición controlan la concentración de COD en agua. Por ejemplo, los ambientes árticos, alpinos y áridos tienen menor COD a causa de la baja productividad. En los ambientes templados y tropicales que son mucho más productivos, pero donde la oxidación de materia orgánica es rápida, la concentración de COD disminuye. En la taiga, que tiene alta producción de materia orgánica y baja descomposición, se incrementa la concentración de COD (véase tabla 11.2).

El clima y las condiciones de drenaje ejercen una crucial influencia sobre la concentración de COD del suelo: estas concentraciones son mayores en las capas superficiales y disminuyen hacia los horizontes profundos. Esta pérdida se debe inicialmente a la adsorción y coprecipitación del COD en los suelos minerales con hierro y aluminio (véase figura 11.5).

Tabla 11.3 Valores de extinción de los colores azul (ε_a), verde (ε_v) y rojo (ε_R) en agua destilada, en el lago ultraoligotrófico Tahoe y en algunos lagos finlandeses, con diferentes transparencias (D_{sd}), valores de color y biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila *a*

Lago	*Color ($gPtm^{-3}$)*	*D_{sd} (m)*	ε_a	ε_v	ε_R	$\varepsilon_v\varepsilon_R$	*Cl·a (mgm^{-3})*
Agua destilada	0	...	0,008	0,023	0,29	0,06	0,0
Tahoe	0	25-40	0,06	0,08	0,33	0,24	1,0
Puruvesi	6	11,2	0,44	0,24	0,56	0,43	1,5
Suolammi	5	5,0	0,49	0,32	0,62	0,52	4,4
Pyhäjärvi	24	4,5	1,68	0,75	0,77	1,0	2,1
Ormajärvi	30	2,3	2,36	1,19	1,13	1,0	4,6
Lehijärvi	34	1,7	2,48	1,29	1,31	1,0	12,4
Kirkkojärvi	81	0,6	5,84	2,30	2,51	0,9	40,0
Vanajanvirta	80	1,3	7,16	2,91	2,06	1,4	18,7
Multianjärvi	86	2,1	4,38	2,41	1,26	1,9	5,5
Pääjärvi	158	1,5	9,21	3,65	1,77	2,1	7,4
Kiminginjärvi	187	0,8	9,51	5,37	2,21	2,4	9,4

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

Tabla 11.4 Valores medios de nutrientes, demanda química de oxígeno (DQO), pH, diversidad (H'), equidad (E) y otras variables relacionadas con el fitoplancton para lagos finlandeses agrupados de acuerdo con el color del agua (n = 246 lagos, una muestra por lago)

Color[1]	*Área*	*Color*	*P total*	*N total*	*DQO*	*pH*	*Taxa*	*Biomasa*	*H'*	*E*	*Algas flageladas*
> 150	0,4	221	44	601	23,4	5,4	44	3,7	1,62	0,44	75
85-150	0,9	110	36	548	16,4	6,0	65	3,6	2,31	0,57	65
45-80	23,6	63	21	534	10,7	6,3	80	2,3	2,63	0,61	62
25-40	32,2	33	13	409	6,7	6,8	67	1,0	2,47	0,60	62
< 20	6,1	12	9	301	3,3	6,6	54	0,4	2,16	0,54	62

[1]Color ($gPtm^{-3}$), área (km^2), P total y N total (mgm^{-3}), DQO (gO_2m^{-3}), biomasa (gm^{-3}), H' ($nats \cdot ind^{-1}$).

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

En las zonas templada y tropical, los ecosistemas que son modelo de estudio son los lagos de aguas claras. Estos lagos se caracterizan por poseer conductividad alta a moderada, pH alcalino a neutro, buena capacidad *buffer* por sistemas de calcio y bicarbonato, materia orgánica de origen principalmente autóctono y clima óptico dominado por longitudes de onda azul y verde. Su estado trófico está conectado a la concentración de nutrientes y a la profundidad de la zona trofogénica que depende, a su vez, de la concentración de organismos planctónicos (Keskitalo y Eloranta, 1999).

Tabla 11.5 Variación de la transparencia Secchi (D_{sd}), el color y la DQO en lagos finlandeses de diferente estado trófico

Tipo de lago	*D_{sd} (m)*		*Color ($gPtm^{-3}$)*		DQO *(gO_2m^{-3})*	
	Media	*Rango*	*Media*	*Rango*	*Media*	*Rango*
Eutrófico	1,8	0,4-4,0	47	40-70	11,3	1,5-1,8
Diseutrófico	1,3	0,4-4,0	93	40-300	16,8	10,5-39,5
Oligotrófico oligohúmico	4,2	2,0-12,5	38	5-95	10,2	2,0-17
Oligotrófico mesohúmico	2,0	1,5-2,7	66	50-70	14,6	9,3-25
Oligotrófico polihúmico	1,1	0,3-1,4	109	8-180	17,0	11,5-52

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

Tabla 11.6 Respuesta del color respecto a los incrementos de la DQO y el COT en lagos finlandeses

DQO (gO_2m^{-3})	*Color ($gPtm^{-3}$)*	*COT (g/m^3)*	*Color ($gPtm^{-3}$)*
5	18	5	17
10	57	10	74
20	137	20	189
40	295	40	418

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

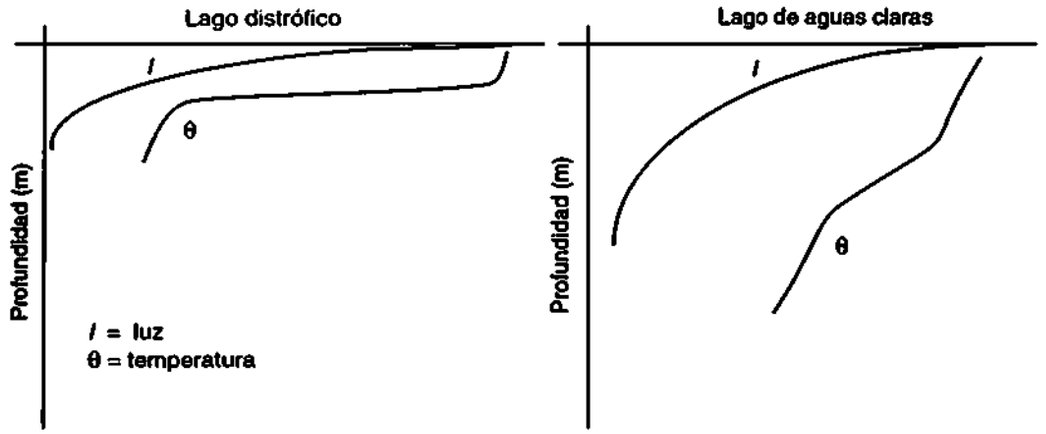


Figura 11.6 Variación vertical de la temperatura y la radiación en lagos de distinto estado trófico

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta (1999).

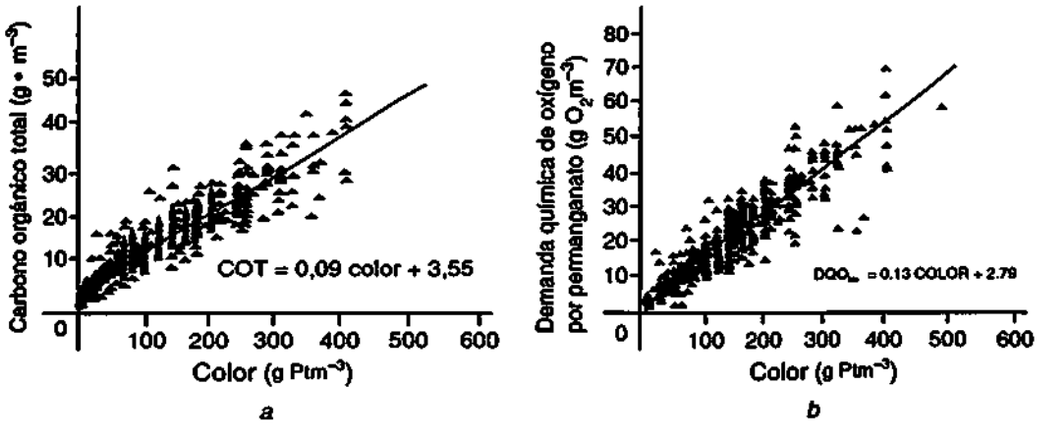


Figura 11.7 Relación entre el color del agua y las concentraciones de COT y DQO

Fuente: tomada de Keskitalo y Eloranta, 1999.

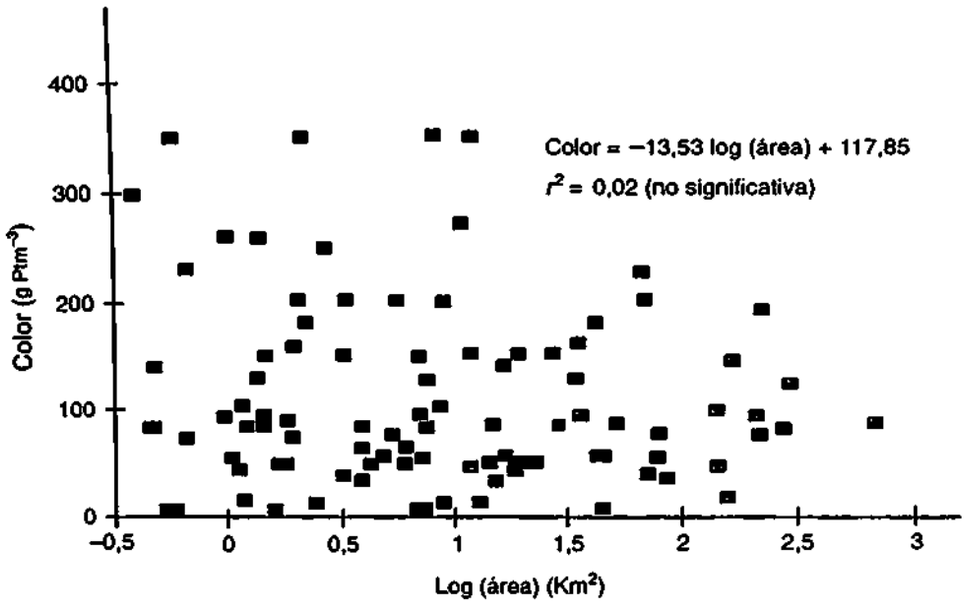


Figura 11.8 Relación entre el logaritmo del área superficial y el color del agua en lagos del Parque Nacional de Finlandia

Fuente: tomada de Eloranta (1995).

12

Principales iones en las aguas naturales

Puede afirmarse, en términos generales, que todos los elementos componentes de la corteza terrestre también se encuentran en los ríos, lagos y lagunas. Es decir, que la composición química de las aguas epicontinentales refleja la naturaleza química del terreno que las contiene. Sin embargo, la abundancia relativa de estos elementos varía de continente a continente y de región a región. Entre los factores que operan para estas diferencias están el clima, la topografía, la geografía y la actividad biológica.

Los elementos químicos no se encuentran aislados en el medio natural, sino combinados, formando ácidos, sales y bases, los cuales se disocian en iones cuando se disuelven en el agua. La atmósfera y la lluvia también contribuyen al incremento de los iones en el agua, especialmente en las regiones volcánicas y áreas industriales.

Al disolverse las sustancias químicas en el agua, estas se disocian en cationes o iones positivos y aniones o iones negativos. De acuerdo con la teoría formulada por Svante Arrhenius en 1887, todos los ácidos, bases y sales se disocian en iones cuando se colocan en el agua. Él observó que soluciones equivalentes de diferentes compuestos variaban notablemente en conductividad. Este fenómeno se usa hoy día para diferenciar el grado de concentración de los ácidos y las bases. Se considera que los ácidos y las bases fuertes se disocian hasta cerca del 100, pero los ácidos y las bases débiles se disocian en menor grado, como es el caso del ácido carbónico (H_2CO_3) en el agua:

$$H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-,$$
$$HCO_3^- \rightarrow H^+ + CO_3^{-2}.$$

Por su parte, la ionización del hidróxido de amonio, una base típica que se encuentra en el agua, se representa de la siguiente manera:

$$NH_3 + H_2O \rightarrow NH_4^+ + H^+.$$

El NH_4^+ (ion amonio), puede a su vez también disociarse como sigue:

$$NH_4^+ \rightarrow NH_3 + H^+.$$

Iones en el agua

Los aniones más importantes que se encuentran en las aguas naturales son los carbonatos, cloruros, sulfatos, fosfatos y nitratos. Ellos se encuentran en combinación con cationes como el calcio, el sodio, el potasio, el magnesio y el hierro, formando sales ionizables. A causa de la solubilidad del ácido carbónico en el agua, los carbonatos son, a menudo, las sales más abundantes en las aguas dulces.

Como ya se mencionó, la composición de los iones en el agua varía con la naturaleza del terreno. Clarke (1924) hizo un estimativo

global de la composición química de las aguas dulces, el cual, por estar expresado en términos de porcentaje, tiene aún validez para la mayoría de las aguas interiores. En dicho estimativo el autor no incluye los fosfatos, pero ya que su proporción en el agua con los nitratos es de aproximadamente 1:10, ellos podrán estar por el orden de 0,10, en términos de porcentaje (véase tabla 12.1). La composición de estos iones en lagos cerrados varía mucho con la precipitación y la evaporación. Así, por ejemplo, la salinidad del Gran Lago Salado de Utah, cerca de siete veces superior a la del mar, se debe a que allí la evaporación es superior a la precipitación, concentrándose de esta manera cada vez más los iones presentes en el agua.

Sólidos totales disueltos y conductividad eléctrica

La concentración total de sustancias o minerales disueltos es un parámetro útil para conocer las relaciones edáficas y la productividad

Tabla 12.1 Porcentaje promedio de la composición química de las aguas dulces

Ion	*Porcentaje*
Aniones	
CO_3^{-2}	33,40
SO_4^{-2}	15,31
Cl^-	7,44
NO_3^-	1,15
PO_4^{-3}	<0,10
Cationes	
Ca^{+2}	19,36
Mg^{+2}	4,87
Na^+	7,46
K^+	1,77
Otros	
$(Fe, Al)_2O_3$	0,64
SiO_2	8,60

Fuente: tomada de Clarke (1924).

en un cuerpo de agua natural. Los sólidos totales disueltos (STD) se pueden determinar filtrando y evaporando una determinada cantidad de agua a bajas temperaturas (±105 °C). El residuo seco contiene materiales tanto orgánicos como inorgánicos y es lo que se conoce como STD. La combustión siguiente de estos residuos a una temperatura de ±500 °C elimina las sustancias orgánicas y descompone los bicarbonatos con pérdida de CO_2. El residuo resultante contiene los sólidos inoránicos totales y representa la concentración de sales totales del agua. La salinidad del mar se define como la concentración total de los componentes iónicos. La cantidad de residuo en cada operación más la pérdida por combustión (a 500 °C) se expresa como la proporción de la muestra de agua original en partes por millón (ppm) o miligramos por litro (mgL^{-1}).

La cantidad de STD en ppm varía ampliamente. Aguas muy oligotróficas, como es el caso de la mayoría de las aguas de la región amazónica y andina, pueden contener valores mayores de 10 ppm o mgL^{-1}. La mayoría de los lagos y ríos neotropicales presentan rangos entre 10 y 200 ppm. Ciertas lagunas costeras influenciadas por aguas marinas o lagos interiores, por aguas saladas subterráneas, pueden presentar valores mayores que 2.000 ppm. Como ejemplo de comparación, el mar presenta en promedio valores STD de 35.000 ppm y el Gran Lago Salado de Utah de 220.000 ppm. Es tanta la densidad que la salinidad proporciona a este lago, que una persona puede simplemente flotar en él sin hacer ningún esfuerzo.

Una manera rápida y simplificada de medir los STD de una muestra de agua es la conductividad eléctrica. El hecho se basa en la capacidad de una solución para conducir una corriente eléctrica en función de la concentración de iones en ella presentes. Por tanto, se espera que soluciones con mayor concentración iónica presenten mayores conductividades y, por consiguiente, menor resistencia. Aguas muy oligotróficas o pobres en iones, presentarán bajas conductividades y alta resistencia.

La medida de conductividad de un cuerpo de agua es uno de los parámetros más importantes en limnología. Debido a ella se puede conocer mucho acerca del metabolismo de un ecosistema acuático. Además, altas diversidades de especies corresponden, a menudo, a bajas conductividades y viceversa. Es una medida conservativa, junto con la alcalinidad y los cloruros, entre otras. Se mide con un conductímetro que evalúa el flujo (o migración) de electrones (o iones) a través del agua. Varía con la naturaleza de los iones mayores que la solución contiene; por ello, aguas de diferente composición iónica mostrarán una relación variable entre concentración iónica y conductividad. Por ejemplo, mientras que el lago District Water, con dominancia de iones Na^+ y Ca^{+2}, posee una conductividad de 112 μScm^{-1}, el Malham Tare, de aguas calcáreas y con Ca^{+2} y HCO_3^- como iones dominantes, presenta una conductivad de 10 μScm^{-1} (McKereth, Heron y Talling, 1978). Es de anotar que este parámetro se mide en $\mu mhoscm^{-1}$ o μScm^{-1}. El siemen *(S)* expresa la conductancia entre dos puntos; una fuerza electromotriz de un voltio entre ellos en un conductor produce una corriente de un amperio. Este es el recíproco de su resistencia en ohms.

En el agua, la conductividad es una medida del flujo de electrones entre dos electrodos de 1 cm^2, separados una distancia de 1 cm. Por ello, la conductividad se expresa en unidades por centímetro a alguna temperatura específica (Cole, 1983). Es necesario especificar la temperatura a la que se ha hecho la medición. Internacionalmente, se adopta en general, el valor de conductividad a 25 °C (k25); para el trópico cálido esta temperatura estaría bien, pero para altas montañas quizá sea más conveniente usar temperaturas de medición de 18 a 20 °C.

Los valores habituales de conductividad son menores de 50 μScm^{-1} en aguas de bajo contenido iónico y desde 500 hasta 2.000 μScm^{-1} para las fuertemente mineralizadas.

La *salinidad* es la cantidad de sólidos disueltos en 1 kg de agua, expresada en g. La relación conductividad-salinidad depende de la naturaleza de las sales presentes. En general, la salinidad en gL^{-1} es igual a la conductividad en la forma expresada, multiplicada por un factor entre 0,00055 y 0,0009.

A causa de la estrecha relación existente entre la salinidad, los sólidos disueltos y la conductividad, se pueden construir tablas donde se encuentra el equivalente de cada uno de ellos. Sin embargo, en medios hipersalinos, esta relación no funciona muy bien, por la mayor diversidad de iones presentes. Puesto que la conductividad es el recíproco de la resistencia, también se coloca una columna de valores expresados en $ohmcm^{-1}$ (véase tabla 12.2).

Los elementos o iones cuya concentración se relaciona positivamente con la conductividad o con la salinidad son componentes de proporcionalidad constante, pues sus proporciones son poco influidas por la actividad de los organismos. Estos componentes son los metales alcalinotérreos divalentes (Ca^{+2} y Mg^{+2}), los alcalinotérreos monovalentes (Na^+ y K^+), los iones ácidos fuertes (Cl^- y SO_4^{-2}) y el ácido débil HCO_3^- (véase tabla 12.3). Cuando la fracción más importante de los aniones está conformada principalmente por ácidos débiles, en especial HCO_3^-, que es lo más común, se observa una buena correlación positiva entre la conductividad y la alcalinidad total.

En aguas pobres y con pH menor que 5, el ion H^+ es el principal responsable de los valores altos de conductividad; en aguas básicas con pH mayor que 9, es el OH^- quien más contribuye a los altos valores de conductividad. Debe tenerse, por tanto, mucho cuidado al medir conductividad en lagos muy ácidos, como turberas, o lagos muy básicos.

Por medio de la conductividad se pueden conocer otras informaciones muy valiosas acerca del ecosistema; dentro de estas se destacan: *a.* la magnitud de la concentración iónica; los iones más responsables de la conductividad son los *macronutrientes; b.* la variación diaria de la conductividad proporciona información acerca de la productividad primaria y descomposición de materia orgánica; *c.* la detección de fuentes de contaminación; y *d.* la naturaleza geoquímica del terreno.

Tabla 12.2 Conversión de los mgL^{-1} de NaCl en sólidos totales disueltos como $mgCaCO_3L^{-1}$ de $CaCO_3$ y en conductividad en $\mu mhoscm^{-1}$

NaCl (mgL^{-1})	*Sólidos totales disueltos (mgL^{-1})*	*Conductividad ($\mu mhoscm^{-1}$)*
0,05	0,087	0,105
0,10	0,174	0,212
0,20	0,348	0,424
0,30	0,523	0,637
0,40	0,695	0,848
0,50	0,870	1,060
0,60	1,040	1,273
0,70	1,220	1,485
0,80	1,390	1,696
0,90	1,570	1,908
1,0	1,74	2,12
2,0	3,48	4,24
3,0	5,23	6,37
4,0	6,95	8,48
5,0	8,70	10,60
6,0	10,40	12,73
7,0	12,20	14,85
8,0	13,90	16,96
9,0	15,70	19,08
10,0	17,4	21,1
20,0	34,8	42,4
30,0	52,3	63,7
40,0	69,5	84,8
50,0	87,0	106,0
60,0	104,0	127,3
70,0	122,0	148,5
80,0	139,0	169,6
90,0	157,0	190,8
100,0	174	212
200,0	348	410
300,0	523	610
400,0	695	812
500,0	870	1.008
600,0	1.040	1.206
700,0	1.220	1.410
800,0	1.390	1.605
900,0	1.570	1.806
1.000	1.740	2.000
2.000	3.840	3.830
3.000	5.230	5.670
4.000	6.950	7.500
5.000	8.700	9.240
6.000	10.400	10.950
7.000	12.200	12.650
8.000	13.900	14.340
9.000	15.700	16.000
10.000	17.400	17.600

Para un limnólogo experimentado, la conductividad y el pH son los dos parámetros que aportan más información acerca de la estructura y funcionamiento de un ecosistema acuático.

La conductividad eléctrica en aguas neotropicales

La conductividad eléctrica en lagos de zonas templadas varía principalmente de acuerdo con el tipo de lago (oligo o eutrófico) y en función de la profundidad, especialmente por los fenómenos de estratificación y circulación que se producen al ritmo de las estaciones.

En los trópicos, los valores de conductividad están más relacionados con la naturaleza geoquímica del terreno y su concentración varía principalmente con las épocas de lluvia y de sequía, y con su estado trófico.

Lagos oligotróficos de altas montañas tropicales presentan valores con rangos entre 20 y 50 $\mu mhoscm^{-1}$. En cuanto a los embalses, están localizados por lo regular en zonas más bajas e intervenidas por el hombre, por lo que las conductividades promedio son un poco mayores que las de los lagos (superiores a 60 $\mu mhoscm^{-1}$). Lagos y ciénagas de zonas cálidas tropicales presentan conductividades aún más altas, pues en ellas se recoge una mayor escorrentía, además de los aportes de los ríos (mayores que 100 $\mu mhoscm^{-1}$).

En cuanto a la región del Amazonas, Fittkau (1971*b*) la ha dividido en tres subregiones: la primera, la Amazonía Central, caracterizada por valores bajos de conductividad, menores que 10 ($\mu mhoscm^{-1}$); la segunda, las regiones periféricas del sur y el norte, con valores entre 10 y 20 $\mu mhoscm^{-1}$;

Tabla 12.3 Correlación de los iones con la conductividad

Componente	*Correlación con la conductividad*
Ca^{+2}	0,973
HCO_3^-	0,961
Cl^-	0,928
Na^+	0,909
Sr^{+2}	0,898
Mg^{+2}	0,868
K^+	0,862
SO_4^{-2}	0,730

y la tercera, la región periférica oeste con valores entre 30 y 200 $\mu mhoscm^{-1}$. La Amazonía Central presenta valores muy bajos, ya que es un área caracterizada por sedimentos terciarios de origen precámbrico altamente lixiviados y geoquímicamente muy pobres. Las regiones del sur y el norte son menos pobres, de origen mesozoico, terciario y pleistocénico. La región periférica oeste es la más rica geoquímicamente, con sedimentos de origen pleistocénico. La tabla 12.4 muestra valores de conductividad eléctrica de algunos ecosistemas acuáticos neotropicales. Debe considerarse que son valores promedio y que muchos de ellos pueden tener rangos de variación extremos entre los valores máximos y mínimos. Una dificultad en brindar información más amplia sobre los ecosistemas acuáticos neotropicales es la escasez de estudios completos y confiables. Sin embargo, por la literatura existente, se advierte en consenso que las aguas de la Amazonía en general son muy pobres en nutrientes, poseen bajas conductividades y por ende, su productividad primaria es muy baja.

Los lagos de alta montaña son en su mayoría oligotróficos. En cambio, los lagos y ciénagas de regiones cálidas tropicales tienden a la eutrofia, por estar más expuestos a acumular nutrientes aportados por los ríos.

Los embalses son en su mayoría óligomesotróficos, pero en algunos de ellos el período de retención del agua y la cantidad de materia orgánica en descomposición causan fuertes estratificaciones químicas, y se presentan de esta manera grandes diferencias en la concentración de iones entre la superficie y el fondo.

Los ríos son oligotróficos en su nacimiento, pero su conductividad y su concentración de iones aumenta progresivamente a medida que llegan a los valles, por efectos de la erosión del cauce, al arrastre de sedimentos y la escorrentía provocada por lluvias. En muchos ríos neotropicales estos valores aumentan drásticamente, por la actividad agrícola y la contaminación de origen industrial y doméstico carentes de control en los países de Centro y Sur América.

Orígenes y comportamiento de los iones en los ecosistemas acuáticos

Prácticamente los mismos iones que existen en la tierra también se encuentran en el agua; por tanto, la composición química de un cuerpo de agua refleja, en gran parte, la naturaleza geoquímica del terreno que lo contiene. Es natural que así sea, ya que el agua como solvente universal es capaz de disolver la mayoría de las sales minerales, las cuales, como se dijo, tienen la propiedad de ionizarse en ella.

El agua lluvia también tiene la propiedad de arrastrar consigo los nutrientes y demás compuestos químicos, a través de fenómenos abrasivos y de erosión que realiza sobre terrenos descubiertos y a su paso por el lecho de los ríos.

Los iones en el agua, aunque se encuentran en proporciones diferentes con relación a la tierra, desempeñan las mismas funciones relacionadas con el crecimiento y desarrollo de los seres vivos.

A continuación se discutirá el origen y el papel que desempeñan los principales iones biogénicos en el agua. No se incluyen, en este capítulo, los nitratos y los fosfatos, pues a causa

de su extrema importancia para la productividad primaria de los ecosistemas acuáticos, se discutirán en el capítulo 13 bajo el término de "nutrientes".

Los carbonatos

Como se discutió al comienzo de este capítulo, los carbonatos son los iones más abundantes en el agua. La forma más común en que se encuentran es como bicarbonato (HCO_3^-), teniendo en cuenta que el pH más usual de las aguas naturales está entre 6,0 y 8,0.

Vale la pena enfatizar de nuevo aquí que este anión es, en último término, producto de la actividad biológica (fotosíntesis y respiración); por tanto, al considerarlo como tal, no es posible desligarlo del concepto dióxido de carbono-pH-alcalinidad. Como ya se vio, la alcalinidad es una medida de la cantidad de iones bicarbonato y carbonato presentes en el agua y, por ello, una manera de conocer el funcionamiento y metabolismo de un ecosistema acuático.

La alcalinidad mide indirectamente los cationes químicamente unidos a los carbonatos y demás aniones que tienen que ver con la acción *buffer* en el agua.

Es importante aclarar algunos aspectos relacionados con la alcalinidad, el calcio y el carbonato en el agua. Por ejemplo, una solución de sulfato de calcio ($CaSO_4$) no tiene capacidad *buffer* y, por tanto, no daría alcalinidad en una titulación para tal propósito. Por otro lado, una solución de $NaCO_3$, puede dar alcalinidad y, sin embargo, no tiene calcio.

Puesto que un cuerpo típico de agua dulce se puede considerar como una solución de bicarbonato de calcio, se espera que la mayoría del carbonato se combine con el calcio. Sin embargo, este puede encontrarse en la naturaleza como calcita o aragonita, que tienen la misma fórmula química ($CaCO_3$), pero cristalizado de forma diferente. Su presencia en los lagos se debe a la formación de conchas de moluscos. El ion carbonato también puede unirse al magnesio como $MgCO_3$ (magnesita) o como carbonato doble de calcio y magnesio, $CaMg(CO_3)_2$ (dolomita).

Los carbonatos son, pues, en último término, los que responden por la alcalinidad y la capacidad *buffer* del agua. Las demás sales de calcio y magnesio, como cloruros y sulfatos, dan al agua otra característica, la dureza, de la cual se hablará más adelante en este capítulo.

Desde el punto de vista biológico, las aguas con altos valores de alcalinidad (carbonatos y bicarbonatos) son las más productivas y adecuadas para programas de acuicultura. Aguas con pH por debajo de 6,0 poseen pocos carbonatos y son pobres desde el punto de vista biológico.

Los depósitos de carbonato de calcio en el agua reciben el nombre de *limo* o *greda* (en inglés, *marl*) y se refiere al $CaCO_3$ precipitado directamente del agua. Esta precipitación la provoca principalmente la remoción del CO_2 por la fotosíntesis.

Ciertas plantas tienen la capacidad de tomar el CO_2 directamente del bicarbonato, después de haberse terminado todo el dióxido de carbono libre. Plantas como *Elodea* y *Potamogeton* poseen a menudo cubiertas densas de carbonato de calcio como *limo* sobre sus hojas. Se ha calculado que 100 kg de *Elodea* pueden precipitar 2,0 kg de $CaCO_3$ en un día con 10 horas de luz. El alga carofícea *Chara* puede tener hasta un 30% de su peso seco en $CaCO_3$.

Tabla 12.4 Valores promedio de conductividad eléctrica y algunos iones más frecuentes en ecosistemas acuáticos neotropicales

Tipo de ecosistema	*Conductividad* ($\mu mhos\ cm^{-1}$)	*Valores promedio* (mgL^{-1})							
		HCO_3^-	SO_4^-	Cl^-	Ca^{+2}	Mg^{+2}	Na^+	Fe^{+3}	SiO_2
Ríos									
Amazonas	100	20	<0,5	1,5	4,0	0,6	2,5	0,10	7,5
Tributarios del Amazonas	15	10	3,0	1,0	2,5	1,0	2,8	0,10	3,5
Bogotá	500	70	60,0	90,0	70,0	15,0	60,0	–	3,0
Magdalena	150	60	25,0	15,0	25,0	15,0	10,0	6,00	6,5
Cauca	130	50	20,0	12,0	20,0	12,0	7,0	5,00	6,0
Afluentes de altas montañas andinas	20	20	4,0	2,0	5,0	3,0	1,5	0,05	<1,0
Lagos									
La Tota (Boyacá)	50	12	8,0	5,0	5,0	3,0	1,5	-	<0,1
La Cocha (Nariño)	35	25	4,0	2,0	3,0	1,5	1,0	-	<0,1
Izabal (Guatemala)	150	17	-	-	-	-	-	-	-
Titicaca (Bolivia)	-	-	-	-	-	-	-	-	<1,0
Ciénagas									
Bajo Magdalena	180	20	11,0	10,0	25,0	12,0	-	0,8	12,0
Embalses									
Promedio de 17 embalses, estado de São Paulo, Brasil	117	19	8,0	10,0	5,5	1,2	21,0	0,7	1,5
Promedio de 12 embalses, Colombia	60	35	12,0	6,0	5,0	3,0	-	0,3	-

No solamente la actividad de las plantas forma depósitos de greda o limo en el agua; se ha demostrado que la pérdida de CO_2 se debe también a la temperatura, al pH, a la presión parcial y a otras sustancias en ella. Se ha encontrado que una deficiencia de fósforo puede reducir el contenido de dióxido de carbono, facilitando de esta manera la precipitación de limo.

El calcio y el magnesio

El calcio y el magnesio son los cationes más abundantes en aguas dulces. La actividad química de estos dos elementos es similar, en particular, en la formación de sales de carbonato, y ambos pueden ser factores limitantes de los procesos biológicos en los ecosistemas acuáticos.

De estos dos iones, el calcio es, por lo regular, el más abundante. En aguas que poseen menos de 50 mgL^{-1} de sólidos disueltos, el calcio representa cerca del 48% de todos los cationes presentes, y el magnesio, el 14%. En aguas con valores superiores a 50 mgL^{-1} de sólidos disueltos, esta proporción puede aumentar hasta llegar aproximadamente al 53% para el calcio y al 34% para el magnesio (Reid, 1966).

El componente predominante en el agua es el $CaCO_3$, el cual, en presencia del H_2CO_3, pasa a $(CaHCO_3)_2$. Ciertos silicatos como la *anortita* ($CaAl_2Si_2O_8$) constituyen una importante fuente de calcio. La anortita pertenece al grupo de los feldespatos, los cuales representan cerca del 60% de la corteza terrestre. La actividad de los seres vivos también ha formado inmensos depósitos sedimentarios de $CaCO_3$ a lo largo del tiempo; el calcio allí concentrado es liberado cuando el $CaCO_3$ es atacado por aguas cargadas de CO_2. El calcio removido pasará con las corrientes y la escorrentía a los ecosistemas acuáticos.

Después de los carbonatos y silicatos, el calcio es más abundante en forma de sulfatos, como el $CaSO_4$, $2H_2O$ y el $CaSO_4$. El calcio también se encuentra en forma de cloruro de calcio ($CaCl_2$), el cual es cerca de 30.000 veces

más soluble que el $CaCO_3$. Algunos ecosistemas, como el Mar Muerto, contienen grandes cantidades de $CaCl_2$.

Los ecosistemas acuáticos neotropicales son, por lo regular, pobres en calcio (véase tabla 12.4). Solo lagunas costeras o lagos con yacimientos subterráneos con altas concentraciones salinas poseen grandes cantidades de él. La presencia en estos lagos de densas colonias de pelecípodos y moluscos es un indicador de altas concentraciones de calcio. La laguna del Parque Norte en Medellín (Colombia) constituye un buen ejemplo de esta situación. Se trata de una laguna con yacimientos subterráneos que dan al agua valores de conductividad de 2.500 $\mu mhoscm^{-1}$, 800 mgL^{-1} de cloruros y durezas de alrededor de 200 mgL^{-1}. En esta laguna se desarrollaban, hasta la década del noventa, cientos de miles de moluscos de las familias Physidae, Lymnaeidae y Planorbidae. El pH durante el día es por lo regular superior a 8,5 en este cuerpo de agua. Igualmente, la presencia en estas aguas de organismos zooplanctónicos como *Moina* sp. y *Brachionus* sp., indica que el ecosistema posee altas salinidades y durezas (Ramírez, 1987). El calcio en el agua es importante para el metabolismo y para la formación de huevos y dientes en los organismos acuáticos.

El magnesio, por su parte, es por lo regular el segundo catión más importante en aguas continentales. Su fuente principal son también los silicatos, por ejemplo, el Mg_2SiO_4, el cual, en presencia de ácido carbónico, forma carbonato de magnesio y serpentina ($H_4Mg_3Si_2O_9$):

$$5Mg_2SiO_4 + 4H_2O + 4CO_2 \rightarrow 2H_4Mg_3Si_2O_9 + 4MgCO_3 + SiO_2.$$

El $MgCl_2$, al igual que el $CaCl_2$, es otra forma de magnesio que se presenta solamente en ecosistemas hipersalinos como el Mar Muerto.

El magnesio constituye el núcleo de la molécula de clorofila, de ahí su importancia para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos. La medición de clorofila en el agua es precisamente uno de los métodos para determinar esta productividad; sin embargo, este sistema se discutirá ampliamente en el capítulo 14.

El concepto de dureza

Desde el punto de vista limnológico, la *dureza del agua* la definen la cantidad de iones de calcio y magnesio presentes en ella (véase tabla 12.5). Ohle (1934) propuso una clasificación de las aguas en poco productivas, medianamente productivas y muy productivas, de acuerdo con los valores de dureza. *Aguas poco productivas* son aquellas que poseen menos de 10 mgL^{-1} de calcio; *aguas medianamente productivas*, las que poseen valores entre 10 y 25 mgL^{-1}, y *aguas muy productivas*, las de valores superiores a 25 mgL^{-1}.

Las aguas con valores bajos de dureza se llaman también *aguas blandas* y biológicamente son poco productivas. Por el contrario, aguas con altos valores de dureza se denominan *duras* y, por lo regular, son muy productivas. Debe tenerse en cuenta que una mayor productividad está generalmente dada por unas pocas especies que se han adaptado a estas condiciones. Aguas con durezas intermedias pueden poseer flora y fauna más variada, pero son menos productivas en términos de biomasa.

La dureza es una variable poco medida en limnología, aunque fue intensamente utilizada por los químicos acuáticos y actualmente lo es por ingenieros, ya que es un indicador de calidad del agua (Wetzel, 1981, 2001; Wetzel y Likens, 1991).

Tabla 12.5 Clasificación del agua de acuerdo con la dureza

$mgCaCO_3L^{-1}$	*Grado de dureza*
0-75	Blanda
75-150	Moderadamente dura
150-300	Dura
>300	Muy dura

Agua dura es aquella que requiere considerables cantidades de jabón para producir espuma y que produce escamas en tubos de agua caliente, hervidores, calentadores o unidades en las que se incrementa de alguna forma la temperatura. La dureza varía de lugar a lugar, siendo en general menor en las aguas superficiales que en las subterráneas. Refleja la naturaleza de las formas geológicas con las cuales el agua ha estado en contacto y se deriva de la naturaleza del suelo y las formaciones rocosas (Sawyer y McCarthy, 1967, 1978).

En la figura 12.1 se muestra dónde se origina el CO_2 y cómo ataca los carbonatos insolubles en el suelo y en las rocas calizas para convertirlos en bicarbonatos solubles. Como la roca caliza no es carbonato puro, sino que incluye también impurezas como sulfatos, cloruros y silicatos, estos materiales son expuestos a la acción solvente del agua, al ser disueltos los carbonatos, y pasan también a la solución (Sawyer y McCarthy, 1967, 1978).

Las aguas duras se originan en áreas donde hay formaciones de piedra caliza en el horizonte superior del suelo, y las aguas blandas en áreas donde las formaciones de roca caliza están esparcidas o ausentes en el

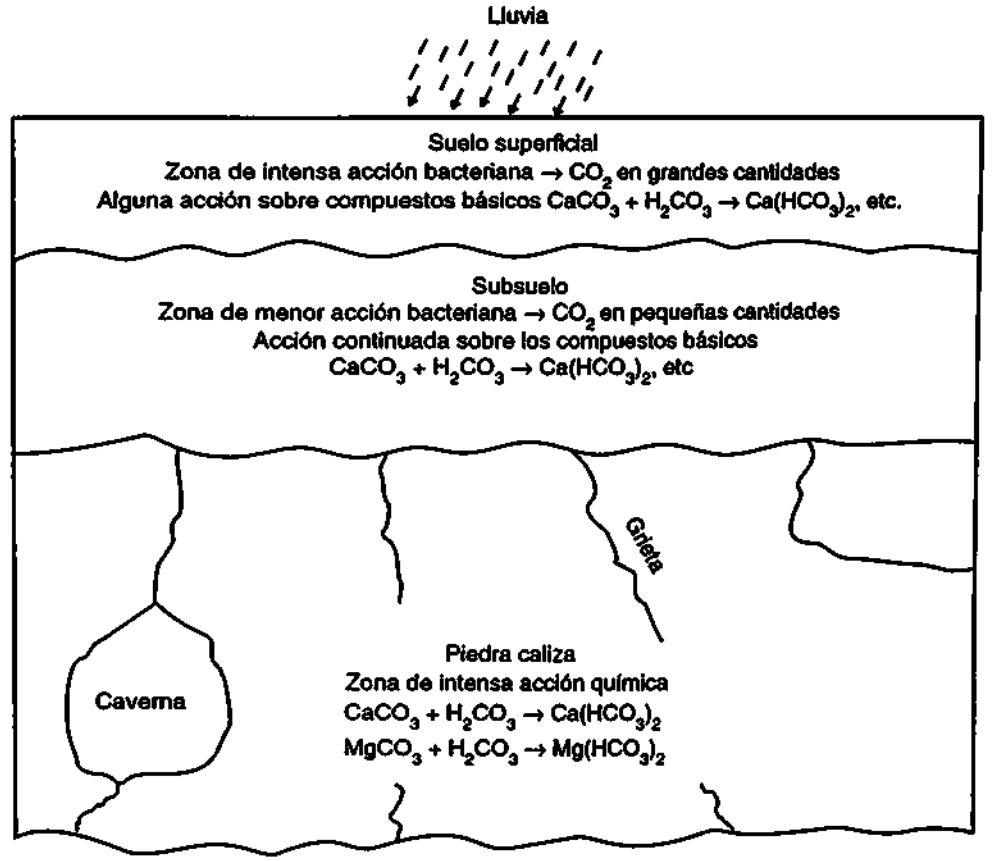


Figura 12.1 Fuentes de CO_2 y la solución de las sustancias causantes de la dureza

Fuente: tomada de Sawyer y McCarty (1967, 1978).

horizonte superior (Sawyer y McCarthy, 1967, 1978).

Las unidades para medir la dureza son bastante heterogéneas; por ejemplo, para Wetzel (1981), un grado de dureza (H°) en Estados Unidos es igual a 1 $mgCaCO_3L^{-1}$; 1 H° en Alemania son 10 mgCaO/L; Holl (1972) propuso como unidad internacional de medida el *mVal*, que es igual a 1 $mEqL^{-1}$ del material que se trate.

Causas de la dureza

La causa principal son los cationes metálicos divalentes capaces de reaccionar con el jabón (no con el detergente) y con ciertos aniones presentes en el agua para formar escamas (Sawyer y McCarthy, 1978; Wetzel y Likens, 1991). Los principales cationes causantes de dureza son: Ca^{+2}, Mg^{+2}, Sr^{+2}, Fe^{+2} y Mn^{+2} (Sawyer y McCarthy, 1967, 1978). Según Sawyer y McCarthy (1967, 1978), los cationes anteriores se asocian con algunos aniones, según se muestra en la tabla 12.6.

El aluminio y los iones férricos, a veces contribuyen a la dureza, pero su solubilidad está fuertemente limitada por el pH normal de las aguas naturales, que hace que sus concentraciones iónicas sean despreciables (Sawyer y McCarthy, 1967, 1978).

La dureza se clasifica en dos formas:

1. Con respecto a los iones metálicos: se denomina *dureza de calcio y magnesio*. Estos iones son los causantes de la mayor porción de dureza que ocurre en las aguas naturales. Sin embargo, en la mayoría de los métodos utilizados para medir dureza cálcica queda incluida también la dureza por estroncio.

2. Con respecto a los aniones asociados con los iones metálicos; este tipo de dureza puede a su vez ser de dos formas:

a. Dureza carbonatada o carbonada: es la parte de la dureza total químicamente equivalente a las alcalinidades por bicarbonatos y carbonatos presentes en el agua. Ya que la alcalinidad y la dureza se expresan en términos del $CaCO_3$, la dureza carbonada puede encontrarse como sigue: si la alcalinidad es menor que la dureza total, entonces la dureza carbonada es igual a la alcalinidad (en mgL^{-1}); si la alcalinidad es mayor o igual que la dureza total, la dureza carbonada es igual a la dureza total.

La dureza carbonatada ha sido llamada también dureza temporal, por ser la parte que desaparece cuando el agua es ablandada por ebullición o por procesos de ablandamiento con CaO, a causa de la precipitación de los carbonatos de calcio y magnesio:

$$Ca^{+2} + 2HCO_3^- \rightarrow CaCO_3\downarrow + CO_2 + 2H_2O,$$

$$Ca^{+2} + 2HCO_3^- + Ca(OH)_2 \rightarrow 2CaCO_3\downarrow + 2H_2O.$$

b. Dureza no carbonada: la cantidad de dureza en exceso de la dureza carbonada se denomina dureza no carbonada, y está asociada a $(SO_4)^{-2}$, Cl^- y NO_3^-; es llamada también *dureza permanente*, ya que no es removida o precipitada por ebullición. Según Sawyer y McCarthy (1967, 1978) puede calcularse como:

Dureza no carbonada (DNC) = DT – *dureza carbonada*.

Cole (1983) enfatiza en que es un error equiparar siempre dureza y alcalinidad; así, por ejemplo: la titulación ácida de la alcalinidad mide indirectamente la mayoría de los metales alcalinotérreos; no obstante, los metales alcalinos monovalentes como Na^+ y K^+, que son usados comúnmente en la fabricación del jabón, no contribuyen a la dureza, pero sí a la alcalinidad, porque aportan hidroxilos. Por esta razón, algunas aguas concentradas de zonas áridas son extremadamente blandas, aunque sus alcalinidades son altas, como el caso de los lagos soda, donde la alcalinidad total puede alcanzar valores hasta de 6.000 mgL^{-1} y la dureza es cercana a cero.

Tabla 12.6 Iones causantes de dureza

Catión	*Anión*
Ca^{+2}	HCO_3^-
Mg^{+2}	$(SO_4)^{-2}$
Sr^{+2}	Cl^-
Fe^{+2}	NO_3^-
Mn^{+2}	SiO_3^-

Métodos de determinación de la dureza

Desde el punto de vista de la calidad del agua, la dureza se determina por la cantidad de cationes que forman compuestos insolubles con el jabón. El método inicial para determinarla se basaba en la titulación con jabón común. A mayor dureza, mayor cantidad de jabón gastado. Actualmente, se determina por titulación con ácido etilen-diaminotetracético (EDTA) u otro compuesto que quele magnesio y calcio. El método de medición es el siguiente: a 100 mL de muestra de agua se adicionan 1 o 2 mL de NH_3 al 25%, se agrega un indicador de pH y se titula con EDTA. Los resultados se expresan en mgL^{-1} de $CaCO_3$ de la misma manera como se hace para la alcalinidad.

El método más apropiado es el cálculo de las concentraciones de iones divalentes, ya que algunas aguas duras contienen cantidades apreciables de estroncio y si este no se mide separadamente, entonces será medido con el calcio y los resultados de dureza arrojarán un error notable.

Tabla 12.7 Ejemplo del cálculo de la dureza

Catión	*Peso*		*Dureza*
	Equivalente	*Molecular*	
Ca^{+2}	20,0	20	15 × (50/20) = 37,5
Mg^{+2}	12,2	12,2	10 × (50/12,2) = 41,0
Sr^{+2}	43,8	38	2 × (50/43,8) = 2,3
Dureza total			80,8

Dureza (mgL^{-1}) *como* $CaCO_3$ = M^{+2} *(ion metálico en* mgL^{-1}) × (50 / *peso equivalente de* M^{+2}),

donde:

M^{+2} representa cualquier ion metálico divalente;

peso equivalente, es el peso molecular del compuesto dividido por z, siendo z un entero positivo cuyo valor depende del contexto químico.

Para ácidos, z es igual al número de moles de H^+ obtenibles a partir de 1 mol de ácido; por ejemplo: para ácido acético (CH_3COOH), z vale 1, ya que sólo uno de los átomos de hidrógeno se ioniza para dar H^+ en solución:

$$CH_3COOH \rightarrow CH_3COO^- + H^+.$$

Para bases, z es igual al número de moles de H^+ con que reacciona un mol de la base por ejemplo, para NaOH, z tiene un valor de 1; para $Ca(OH)_2$, z vale 2.

Ejemplo 11.1 Calcule la dureza del agua con los siguientes resultados: $Na^+ = 20\ mgL^{-1}$, $Ca^{+2} = 15\ mgL^{-1}$, $Mg^{+2} = 10\ mgL^{-1}$, $Sr^{+2} = 2\ mgL^{-1}$, $Cl^- = 40\ mgL^{-1}$, $SO_4^{-2} = 16\ mgL^{-1}$, $NO_3^- = 1\ mgL^{-1}$. Como únicamente los cationes divalentes Ca^{+2}, Mg^{+2}, Sr^{+2} causan dureza; entonces, para calcularla sería como se expresa en la tabla 12.7.

Wetzel y Likens (1991) proporcionan los factores presentados en la tabla 12.8 para hallar la dureza. En ella, la concentración en mgL^{-1} de cada catión productor de dureza se multiplica por el factor apropiado para obtener las concentraciones equivalentes de carbonato de calcio, así:

Dureza equivalente ($mgCaCO_3L^{-1}$) = (catión equivalente) × factor.

Los equivalentes obtenidos se suman para obtener la dureza.

Tabla 12.8 Factores por los que debe multiplicarse la concentración en mgL^{-1} de cada catión para hallar la dureza equivalente en $mgCaCO_3L^{-1}$

Catión	*Factor*
Ca^{+2}	2,497
Mg^{+2}	4,116
Fe^{+2}	1,792
Mn^{+2}	1,822
Al^{+3}	5,564
Sr^{+2}	1,142
Zn^{+2}	1,541

Los sulfatos

La forma más común como se encuentra el azufre en el agua es SO_4^{-2} (ion sulfato). El sulfato entra al agua con la lluvia y por disolución de rocas que contengan compuestos como $CaSO_4$ y FeS_2 (pirita). Una fuente importante del azufre es la actividad volcánica. El hombre actualmente aporta a la atmósfera una cantidad de SO_2 dos a cuatro veces mayor que la actividad volcánica, a través de la actividad industrial, principalmente por la combustión de carbón.

Los sulfatos son los aniones más importantes en el agua después de los carbonatos. Los sulfatos se encuentran en aguas aeróbicas y de esa forma las algas lo pueden incorporar en su protoplasma. El azufre es importante para la constitución de algunas proteínas, como cistina, cisteina y metionina.

Los sulfatos en las aguas naturales presentan valores desde 2 hasta 10 mgL^{-1}. Algunas aguas, como las amazónicas, son muy pobres en sulfatos, 0,5 mgL^{-1} (Klinge y Ohle, 1964; Sioli, 1964). Ríos que nacen en las regiones volcánicas andinas pueden presentar valores superiores a 50 mgL^{-1}. Un caso especial lo constituyen los termales del Parque Nacional Puracé (Colombia), en los cuales el azufre se puede oler y se pueden ver los depósitos amarillentos a orillas de lagos y en nacimientos de corrientes.

En los lagos, el azufre se presenta como ion SO_4^{-2} en la superficie y en toda la columna de agua que se conserva aeróbica, pero en los fondos anóxicos, el azufre pasa a formar ácido sulfhídrico (H_2S).

La presencia de H_2S, HS^- y SO_4^{-2} está íntimamente relacionada con el pH del agua. En términos generales, a valores de pH superiores a 8,0 la mayoría del azufre reducido existe en solución como HS^- y SO_4^{-2}; en cambio, el H_2S se encuentra en pequeñas cantidades y su olor es prácticamente imperceptible. A valores de pH inferiores a 8,0 comienza a formarse rápidamente gran cantidad de H_2S, que alcanza su máxima concentración a un pH de 5,0. En estas condiciones, el H_2S causa graves problemas de corrosión y olor.

La presencia de H_2S en el fondo de los embalses para generación hidroeléctrica se ha constituido en un problema de difícil manejo, por cuanto causa corrosión en la casa de máquinas. El problema se origina fundamentalmente por la descomposición anaeróbica de la biomasa vegetal que queda inundada. El problema también se agrava en embalses con largos períodos de retención hidráulica y en lagos de poca circulación (oligomícticos) y lagos meromícticos o estratificados químicamente como el Mar Negro, el cual debe su nombre al color que adquieren sus aguas a unos 150 m de la superficie por una activa descomposición de materia orgánica en el fondo (Cole, 1983).

Ciclo del azufre en el agua

Ciertas bacterias en el agua son responsables de las transformaciones químicas por las que pasa el azufre en el agua. Algunas de estas, llamadas *bacterias sulfurosas*, son reductoras y otras son oxidantes. Los procesos de reducción en los cuales la radiación solar es la fuente de energía y el agua actúa como donante de hidrogeniones son llevados a cabo por las plantas verdes.

En cambio, otros organismos microscópicos, como ciertas bacterias en el agua, pueden obtener su energía en medios anaeróbicos donde, por carecer de la enzima catalasa, escapan a los efectos letales del oxígeno.

Algunas bacterias reductoras de sulfato como *Desulfovibrio desulfuricans* actúan en ausencia de oxígeno, transformando el sulfato en sulfuro y este en presencia del CO_2 y el H_2O precipitan el carbonato y producen ácido sulfhídrico. La secuencia de reacciones es la siguiente:

$$CaSO_4 + 2C \rightarrow CaS + 2CO_2$$
Desulfovibrio desulfuricans
$$CaS + CO_2 + H_2O \rightarrow CaCO_3 + H_2S.$$

Entiéndase que el C presente en la anterior reacción proviene de la descomposición de la materia orgánica. En los fondos anóxicos y oscuros se regeneran los grupos sulfhidrilos (SH^-) necesarios para la síntesis de proteínas y el H_2S formado se escapa a la atmósfera.

Por su parte, las *bacterias sulfurosas oxidantes* constituyen un grupo complejo de microorganismos, algunos de los cuales pueden ser anaeróbicos y otros aeróbicos, según los procesos adaptativos que han sufrido a lo largo de la evolución. A continuación se describe la forma como actúan algunas de estas bacterias.

El primer grupo de estos microorganismos es el llamado Chlorobacteriaceae, el cual incluye las bacterias sulfurosas verdes, que contienen un pigmento llamado *bacterioclorofila a*, que actúa a longitudes de onda dentro del infrarrojo donde no pueden hacerlo los demás pigmentos de las algas y las plantas verdes.

Estas bacterias actúan en medios anaeróbicos donde el H_2S alcanza valores superiores a 50 mgL^{-1}, utilizando el ácido sulfhídrico como donador de hidrogeniones para la reducción del CO_2 con producción de carbohidratos y azufre elemental. Esta reacción se lleva a cabo por una bacteria autotrófica llamada *Chlorobium*. Esta reacción se expresa de la siguiente manera:

$$\text{Luz}$$
$$CO_2 + H_2S \rightarrow (CH_2O) + H_2O + 2S$$
Chlorobium.

Se encuentra también otro grupo de bacterias llamadas *púrpuras*, entre las cuales están los géneros *Chromatium* y *Thiopedia*, los cuales forman capas de color rosado o rojizo sobre el sustrato de playas tropicales y lagos. La mayoría de estas bacterias están adaptadas a luz poco intensa y a altas temperaturas. Durante su actividad metabólica producen azufre elemental, que guardan en forma de gránulos dentro de sus células. El azufre en presencia de oxígeno es luego oxidado en ácido sulfúrico. La reacción se expresa como sigue:

$$2H_2O + 2S + 3O_2 \rightarrow 2H_2SO_4$$
Chromatium y Thiopedia.

Otro tipo de bacterias oxidantes son los tiobacilos, las cuales no tienen color y son anaeróbicas. El género *Thiobacillus* se desarrolla bien en aguas muy ácidas y oxida el H_2S a H_2SO_4, pasando primero por azufre elemental. La secuencia de reacciones es la siguiente:

$$2H_2S + O_2 \rightarrow 2H_2O + 2S$$
Thiobacillus
$$2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 2H_2SO_4.$$

Beggiatoa es otra alga sulfurosa sin color que forma masas algodonosas y se desarrolla en medios de baja tensión de oxígeno y altas concentraciones de ácido sulfhídrico. Actúa en reacciones químicas de la misma manera que *Thiobacillus*.

Como puede observarse, el azufre pasa por un ciclo complejo, en el cual se forma H_2S en presencia de bacterias reductoras, y S y H_2SO_4 en presencia de bacterias oxidantes.

En cuanto a la determinación de los sulfatos en el agua, existen varios métodos de los cuales el turbidimétrico es el más confiable (Wetzel y Likens, 1979). Mediante este método, el ion sulfato se precipita en solución ácida con cloruro de bario. Los cristales de sulfato de bario se estabilizan luego en suspensión. La reacción es como sigue:

$$Ba^{+2} + SO_4^{-2} \rightarrow BaSO^4.$$

La suspensión se lleva al espectrofotó-

metro y los resultados se expresan en mgL^{-1} de SO_4^{-2}. La metodología en detalle puede consultarse en cualquiera de los manuales del *Estándar Métodos de la APHA*.

Los cloruros

Los cloruros ocupan el tercer lugar en porcentaje de los aniones en el agua (véase tabla 12.1). Ya que están representados por lo regular en forma de cloruro de sodio, estos expresan en gran parte la salinidad. Su abundancia varía mucho de un ecosistema a otro. Por lo regular, las aguas de lagos y ríos de montaña presentan contenidos muy bajos de cloruros (menores de 5 mgL^{-1}); en cambio, los ríos en las partes bajas incrementan su contenido, ya que a los minerales son arrastrados por las lluvias. Las lagunas costeras influenciadas por el mar presentan igualmente elevadas concentraciones de cloruros. Nacimientos de aguas subterráneas pueden incrementar considerablemente los cloruros en ciertos lagos. Las aguas de la laguna del Parque Norte, en la ciudad de Medellín (Colombia), presentan valores hasta de 800 mgL^{-1} por este fenómeno (Ramírez, 1987).

Según Livingstone (1963), el promedio de cloruros para los ríos suramericanos es 4,9 mgL^{-1} y el promedio mundial es 7,8 mgL^{-1}.

Los ríos contaminados por materia orgánica incrementan considerablemente sus valores por las excretas humanas, especialmente la orina. La tabla 12.4 presenta los promedios de este anión en varios tipos de ecosistemas acuáticos tropicales. Casos extremos de salinidad se encuentran, por ejemplo, en el Mar Muerto y el Gran Lago Salado de Utah, donde los valores pueden ser hasta siete veces superiores a los del mar. Los lagos de zonas áridas, donde la evaporación excede la precipitación, aumentan paulatinamente su concentración de sales por una continua reducción del volumen del agua.

La concentración de cloruros es quizá el parámetro que más influye en la distribución de los organismos acuáticos, por cuanto estos tienen que vencer la presión osmótica por ellos ejercida. Los organismos marinos poseen adaptaciones estructurales y fisiológicas para vivir en concentraciones salinas superiores a las de sus células. De igual manera lo están los organismos de agua dulce para vivir en medios hipotónicos. Muchos organismos unicelulares de agua dulce poseen vacuolas contráctiles para expulsar el exceso de agua que llega a sus células. Un grupo reducido de especies, principalmente las que viven en medios estuarinos, están adaptadas para resistir continuos cambios en la concentración salina; estas reciben el nombre de *eurihalinas*. Las especies que, por otro lado, no resisten cambios bruscos en la salinidad reciben el nombre de *estenohalinas*.

Aguas con alta salinidad y, por ende, con elevada conductividad, presentan por lo regular alta productividad en términos de biomasa, pero baja diversidad de especies.

En países de zonas templadas, donde esparcen sal en calles y carreteras para ayudar a derretir hielo durante el invierno, esto se ha convertido en un problema de contaminación salina grave para ríos y lagos. Esta dificultad obviamente no existe en los trópicos.

Para determinar la cantidad de cloruros en el agua se emplea una prueba relativamente sencilla, en la cual se utiliza el cromato de potasio (K_2CrO_4) como indicador (amarillo) y se titula con nitrato de plata ($AgNO_3$) hasta obtener un color anaranjado. La cantidad de $AgNO_3$ gastada equivale a la de cloruros presentes en la muestra de agua analizada. La reacción química producida es como sigue:

$$2Ag^+ + CrO_4 \rightarrow Ag_2CrO_4.$$

El sodio y el potasio

El sodio y el potasio son dos cationes que, por lo regular, se encuentran en bajas concentraciones en las aguas dulces, estando el sodio un poco por encima del potasio. Ambos cationes intervienen en el transporte de otros iones en las células, pero no se consideran factores limitantes para la productividad en el agua. Esteves (1998) señala cómo en el sur del pantanal de Matogrosso (Brasil) existen lagunas saladas atípicas que presentan concentraciones de sodio y potasio hasta cuarenta veces o más, superiores a las de las bahías de agua dulce de la misma región.

El sodio se halla en la naturaleza en forma de silicatos como $NaAlSi_3O_8$ (albita) y $NaAlSiO_4$ (nefelina). La forma más común en que se encuentra es como NaCl (halita), cuya concentración en el Gran Lago Salado de Utah puede ser hasta de 25%. Altas concentraciones de sales de sodio crean una barrera osmótica para la mayoría de los organismos. Solo ciertas especies, como *Artemia*, se desarrollan extraordinariamente bien en estos medios. Esteves (1998) reporta concentraciones de sodio desde 7.308 mgL^{-1} en la laguna Imboacica (Brasil) hasta de 0,02 mgL^{-1} en agua lluvia en la región Amazónica. Maier y Takino (1985) reportaron valores promedio de 21 mgL^{-1} para 17 embalses en el estado de São Paulo. El río Amazonas presenta valores de 2,5 mgL^{-1}, en tanto que para los ríos Cauca y Magdalena se reportan valores de 10,0 y 7,0 mgL^{-1} respectivamente (véase tabla 12.4). Para Suramérica se ha reportado un promedio de 4,0 mgL^{-1}, siendo el menor después de África (11,0 mgL^{-1}), Norteamérica (9,4 mgL^{-1}) y Europa (5,4 mgL^{-1}) (Esteves, 1988, 1998).

En cuanto al potasio, sus valores son, en general, más bajos que los del sodio. Se encuentra en la naturaleza como $KAlSi_2O_6$ (leucita) en rocas de origen volcánico y como KCl (silvita), menos común que el NaCl (halita). Las plantas tienen la propiedad de acumular grandes cantidades de potasio; por ello, una gran proporción de los fertilizantes en el mundo se obtienen de las plantas domésticas. Se ha encontrado que el estiércol de herbívoros, como el ganado y los conejos, incrementa la concentración del potasio en los lagos donde acostumbran beber.

Esteves (1988, 1998) presenta valores de 284,5 mgL^{-1} de potasio para la laguna Imboacica y de 0,01 mgL^{-1} en el agua lluvia en el Amazonas. El mismo autor presenta un promedio de 2,0 mgL^{-1} para Suramérica, ligeramente superior al de Norteamérica (1,4 mgL^{-1}) y al de Europa (1,7 mgL^{-1}).

Varios organismos acuáticos están adaptados a altas concentraciones salinas, considerando el NaCl como la sal más importante en estos ecosistemas. Entre estos están el rotífero *Brachionus* y el crustáceo *Artemia;* también se encuentran algunos microcrustáceos como el calanoide *Diaptomus*. Entre los dípteros se hallan algunos Ephidridae, Culicidae y Tabanidae, y entre los hemípteros algunos Corixidae. En las regiones estuarinas existen varios peces e invertebrados que pueden resistir amplios rangos de salinidad (eurihalinos).

El hierro

El hierro es un elemento de particular interés para la vida en el agua. En primer lugar, constituye el elemento esencial para la síntesis de pigmentos respiratorios de muchos animales (hemoglobina); también hace parte de numerosas enzimas, como la peroxidasa, la catalasa, el citocromo-oxidasa y la nitrogenasa. El hierro también es esencial para la fotosíntesis, ya que hace parte al menos de dos citocromos que transfieren electrones durante este proceso.

El hierro se encuentra en el agua tanto en forma bivalente (Fe^{+2}) como trivalente (Fe^{+3}). El Fe^{+2} es soluble en condiciones anaeróbicas, pero en presencia de oxígeno se vuelve trivalente y forma complejos coloidales con otros iones inorgánicos. Esto quiere decir que en los lagos y embalses, el hierro se encuentra normalmente como trivalente (férrico) en las capas superiores, pero a medida que se llega a los fondos anóxicos, se torna en hierro bivalente soluble. Lo anterior constituye un grave problema para los embalses en la generación hidroeléctrica cuya captación se hace a nivel de capas anóxicas. Como consecuencia de ello, el hierro soluble, al llegar a la casa de máquinas, se oxigena y se convierte en férrico, precipitándose y causando problemas de incrustación en el sistema de enfriamiento. Este problema ha sido extensamente tratado por Medina (1983).

Muchos de los procesos de oxidación y reducción del hierro están determinados por la presencia de algunos microorganismos. Por ejemplo, el grupo de bacterias quimiosintéticas, los *Thiobacillus* y *Ferrobacillus*, poseen enzimas que convierten el Fe^{+2} en Fe^{+3}, agua y energía que es utilizada para formar compuestos orgánicos a partir del CO_2.

Una de las formas en que el hierro está más disponible para el fitoplancton es como $Fe(OH)^3$. Este se forma por la oxidación del Fe^{+3} en aguas que contienen sales de hierro disueltas y se precipita como una película ocre sobre la superfide celular. Ejemplos de ello se encuentran en bacterias del género *Leptothrix*, *Gallionella*, *Ochrobium* y *Siderocapsa*. Algunas algas, como *Lyngbia martesiana*, pueden precipitar en sus células tal cantidad de hierro que llegan a perjudicar su crecimiento. Se ha demostrado igualmente cómo con el hierro también se pueden precipitar el aluminio, el azufre, el fósforo y el potasio.

El contenido de hierro en aguas neotropicales es relativamente bajo. El río Amazonas y sus tributarios presentan valores de 0,1 mgL^{-1}. Ciénagas y embalses presentan valores de 0,8 mgL^{-1}. En ríos con cierto grado de contaminación, como el Cauca y el Magdalena (Colombia), se han reportado valores de 5,0 y 6,0 mgL^{-1}, respectivamente (véase tabla 12.4).

El sílice

Cerca del 60% de las rocas de la corteza terrestre están compuestas por sílice (SiO_2). El origen de estas rocas puede ser sedimentario o magmático, y son, por lo regular, del tipo feldespato.

El sílice, desde el punto de vista limnológico, tiene importancia en forma reactiva o soluble, que es la forma como es asimilado por los organismos. Es esencial para las diatomeas, ya que es el compuesto básico para construir sus frústulas. Las esponjas de agua dulce también utilizan sílice para la construcción de sus espículas.

Ya que las algas diatomáceas son las principales consumidoras de sílice, se espera encontrar valores bajos en la zona eufótica de los lagos y valores altos en la zona afótica.

Los ecosistemas acuáticos tropicales presentan valores de rangos muy variables. Lagos y corrientes de altas montañas presentan valores menores que 1,0 mgL^{-1}. Las ciénagas, en cambio, influenciadas por los ríos y la escorrentía, presentan valores de hasta 12 mgL^{-1} o más. Por su parte, los ríos en las partes bajas presentan valores que varían entre 3,0 y 7,5 mgL^{-1} (véase tabla 12.4). Esteves (1988, 1998) presenta valores de sílice para ocho lagunas brasileñas que varían entre 0,24 y 2,59 mgL^{-1}.

La adición de fósforo estimula el crecimiento de las diatomeas y, por tanto, el consumo de sílice a medida que crecen sus poblaciones. Una alta productividad por diatomeas puede ir disminuyendo el contenido de sílice en el agua, ya que va quedando atrapado en las frústulas que se depositan en el fondo de lagos y embalses, especialmente en aquellos de poca circulación.

Otros iones en el agua

Existen en el agua otro grupo de iones menos abundantes llamados *micronutrientes*, los cuales son requeridos en cantidades mínimas por las algas para su desarrollo. Algunos de estos son: molibdeno, cobre, zinc, cobalto, yodo, vanadio y manganeso. Los *microelementos* o *elementos traza* tienen gran importancia en varios procesos metabólicos del ecosistema, y en particular, porque ayudan a precipitar la materia orgánica disuelta, y clarifican de esta manera la columna de agua.

La fuente principal de estos elementos es la erosión y la disolución de las rocas y suelos que los contienen. Recientemente, la contaminación industrial y doméstica ha contribuido al incremento de estos elementos en el agua. La Corporación Autónoma Regional del Cauca (CVC) ha realizado una serie de análisis en el río Cauca, entre ellos de manganeso, cobre y zinc (datos sin publicar, 1983 a 1988) encontrándose valores muy superiores a los normales, lo cual se atribuye al proceso de contaminación a que está sometido este cuerpo de agua.

El molibdeno (Mo) es un metal pesado que estimula el crecimiento de las algas, posiblemente interviniendo en el sistema enzimático que reduce el nitrógeno (N_2) y los nitratos (NO_3^-). En las zonas templadas donde los lagos pasan por los períodos de circulación de primavera y otoño, el molibdeno realiza un ciclo similar al del hierro. Durante el invierno es escaso, cuando los sedimentos se oxidan; aumenta al comienzo del verano, coincidiendo con la liberación de fósforo, y disminuye al final de este, cuando empieza a incrementarse el H_2S en los fondos anóxicos. Infortunadamente, aún no se conocen estudios que muestren el comportamiento de este ion en los ecosistemas acuáticos neotropicales.

El cobre (Cu) es un elemento necesario en pequeñas cantidades para formar ciertas enzimas oxidantes como el ácido ascórbico-oxidasa, las cuales son un complejo cobre-proteína. En los cangrejos, arañas y caracoles, el cobre es el centro de la hemocianina, una sustancia portadora de oxígeno, similar en función a la hemoglobina en los vertebrados. En grandes cantidades, el cobre en la forma $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ se ha utilizado como alguicida. Luego, en los sedimentos, este compuesto se acumula como $CuSO_4$, lo que interfiere con el desarrollo de fauna bentónica.

El zinc (Zn) hace parte de la enzima anhidrasa carbónica, esencial para el crecimiento de plantas y animales. Hasta la fecha se conocen más de 20 enzimas que contienen zinc, entre las cuales se incluyen las ARN y ADN polimerasas. También se requiere como agente de transferencia de electrones durante la fotosíntesis y durante el proceso de síntesis de proteínas.

El cobalto (Co) es un elemento asociado a la vitamina B_{12} y a algunas coenzimas. Se sabe que es un elemento importante para el desarrollo de ciertas algas verdeazules.

El yodo (I) en el agua es normalmente escaso, pero algunas algas marinas, peces y ostras pueden concentrarlo en sus tejidos; así mismo es importante para el hombre, ya que hace parte de la tiroxina; también se obtiene por medio de la sal, frutos, cereales y verduras. La deficiencia de yodo en el agua se corrige agregándole pequeñas cantidades de sal yodada.

El vanadio (V) en el agua aumenta la tasa fotosintética del alga *Scenedesmus* y puede actuar en procesos de reducción con ciertas bacterias. Parece que el vanadio disminuye la incidencia de enfermedades vasculares, ya que inhibe la síntesis de colesterol.

Por último, el manganeso (Mn) es un elemento que se comporta en forma muy similar al hierro. Constituye un elemento esencial para activar ciertas enzimas y estimula el crecimiento del plancton. Su concentración en el agua es muy baja. Estoves (1988, 1998) presenta, para diez ecosistemas lacustres en el Brasil, concentraciones que varían entre 0,03 y 9,0 mgL^{-1}.

El análisis de otros elementos en el agua como mercurio, cromo, cadmio, aluminio y estroncio, entre otros, solo se lleva a cabo cuando hay sospechas de contaminación, con el fin de determinar posibles daños en el ecosistema y peligro para la salud humana.

13

Nutrientes de los ecosistemas acuáticos: el fósforo y el nitrógeno

El nitrógeno (N) y el fósforo (P) constituyen los dos elementos más importantes para la productividad primaria en los ecosistemas acuáticos. Su concentración varía desde microgramos (μgL^{-1}) en medios oligotróficos, hasta varios miligramos por litro en medios eutrofizados. Son los iones que en un momento determinado pueden ser los factores más limitantes en la producción primaria; varían igualmente con las estaciones en las zonas templadas y con los ritmos de lluvia y sequía en las zonas tropicales, a causa de su utilización por las algas.

En cuanto al origen, el fósforo proviene de la disolución de las rocas fosfatadas y de la mineralización de la materia orgánica que retorna al medio el fósforo inorgánico por los procesos de descomposición microbiana. El nitrógeno, por su parte, tiene como fuente principal el nitrógeno atmosférico; este también regresa al medio a través de la descomposición de materia orgánica. Es fácil deducir, por tanto, que el nitrógeno es un elemento mucho más abundante en el agua que el fósforo y de una disponibilidad más inmediata. Por ello se considera al fósforo un factor más limitante que el nitrógeno. En términos generales, la proporción de fósforo a nitrógeno en el agua es de 1:10.

La contaminación orgánica, industrial y agrícola constituye hoy día una de las fuentes más importantes de nitrógeno y fósforo en el agua y es la principal responsable de los fenómenos de eutrofización de lagos, embalses y ríos. Este problema es aún más agudo en los trópicos donde, además de haber poco o ningún control de la contaminación, los nutrientes son utilizados por las algas y plantas acuáticas de forma permanente, todo ello favorecido por las condiciones de medianas y altas temperaturas prevalecientes a lo largo del año.

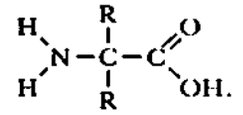
Por su importancia para la vida en el agua, se tratarán a continuación, y por separado, los ciclos y el papel que cada uno de estos elementos desempeña en el mantenimiento de los ecosistemas acuáticos.

El nitrógeno

La fuente principal de nitrógeno es el aire donde representa aproximadamente el 79% en volumen. Sin embargo, existen enormes cantidades de nitrógeno atrapadas en la litosfera y que no hacen parte de los ciclos biogeoquímicos. Esta cantidad ha sido calculada en 93,7% del nitrógeno total; en tanto que el nitrógeno atmosférico representa el 6,3%. De este total, solo una parte muy pequeña hace parte de los sistemas vivos (Cole, 1983).

La importancia del nitrógeno en el agua

radica en que es el componente fundamental de las proteínas, las cuales constituyen la base estructural de los seres vivos. Las proteínas están constituidas por aminoácidos, estructuras químicas compuestas por un grupo amino (NH_2) y un grupo carboxilo (COOH). El grupo NH_2 le da propiedades básicas a los aminoácidos y el grupo COOH le da propiedades ácidas. La siguiente es la representación de la fórmula de un aminoácido:



El grupo R representa distintos radicales químicos y son los que diferencian un aminoácido de otro. Por lo anterior, se entiende que sin nitrógeno no puede concebirse la vida en el agua ni en el planeta.

Características químicas del nitrógeno

La química del nitrógeno es compleja, por los varios estados de valencia en que puede encontrarse y porque dichos estados pueden alcanzarse a causa de la actividad de ciertos microorganismos.

Desde el punto de vista químico, el nitrógeno puede existir en siete estados de valencia, a saber:

NH_3	N_2	N_2O	NO
3^-	0	1^+	2^+
N_2O_3	NO_2	N_2O_5	
3^+	4^+	5^+	

El nitrógeno puede presentarse en los ambientes acuáticos en varias formas:

- Nitrato-NO_3^-,
- Nitrito-NO_2^-,
- Amoniaco-NH_3,
- Amonio-NH_4^+,
- Óxido nitroso-N_2O,
- Nitrógeno molecular-N_2,
- Nitrógeno orgánico disuelto-péptidos, purinas, aminas, aminoácidos.

De estas formas de nitrógeno, los nitratos y el ion amonio son las más importantes para los ecosistemas acuáticos, por cuanto constituyen la fuente principal para los organismos residentes en este medio.

El nitrito (NO_2^-) se encuentra en bajas concentraciones, especialmente en aguas oxigenadas, pero en medios hipóxicos su concentración aumenta notablemente. Bajo escasez del ion amonio y nitrato, el fitoplancton puede tomar nitritos e incorporarlos a sus células, pero en altas concentraciones los nitritos son muy tóxicos.

El ion amonio (NH_4^+) es muy importante para los productores, ya que puede ser utilizado como fuente de nitrógeno durante la síntesis de proteínas. Su concentración en medios aeróbicos es muy baja; por ello, los nitratos se convierten allí en la principal fuente de nitrógeno para el fitoplancton. El ion amonio también puede encontrarse en forma de hidróxido de amonio (NH_4OH). La relación amonio-hidróxido depende del pH del agua. Por ejemplo, a un pH de 6,0, la relación es de 3.000:1; a un pH 7,0, 300:1; a un pH 8,0, 30:1; y a un pH de 9,5, es de 1:1 (Hutchinson, 1957).

Altas concentraciones de amonio pueden tener grandes implicaciones ecológicas, ya que la oxidación demanda mucho oxígeno, lo que va en detrimento de las comunidades acuáticas. Concentraciones superiores a 0,25 mgL^{-1} de amonio afectan el crecimiento de los peces; y superiores a 0,5 mgL^{-1} se consideran letales.

Ciclo del nitrógeno

La fuente principal de nitrógeno para los seres vivos es la atmósfera, de donde el nitrógeno elemental (N_2) es removido constantemente por las descargas eléctricas y por la acción bacteriana y de ciertas algas. Durante las tormentas eléctricas, grandes cantidades de

nitrógeno son oxidadas a N_2O_5, las cuales, al unirse con el agua, producen HNO_3, arrastrado a la tierra por la lluvia. Al disociarse el HNO_3 en el agua produce NO_3^- (nitratos), que constituyen la forma química bajo la cual las algas y las plantas pueden incorporar nitrógeno en su citoplasma y utilizarlo para la síntesis de proteínas.

El nitrógeno atmosférico también puede convertirse en proteínas por la acción de bacterias fijadoras de nitrógeno y ciertas algas (principalmente verdeazules).

Además, el amoniaco suministra amonio a las algas y a las plantas para la producción de proteínas. La figura 13.1 muestra los principales eventos que ocurren en el ciclo del nitrógeno.

Una vez que el nitrógeno, como nitratos o como amonio, se ha incorporado a los tejidos animales y vegetales, entra en el proceso de la síntesis de proteínas para la reparación de las células y tejidos y suministro parcial de energía. Por medio de los procesos metabólicos, los organismos vivos devuelven el nitrógeno al medio ambiente en forma de heces y orina, principalmente. Cuando el organismo muere es todo su cuerpo el que retorna el nitrógeno al ambiente por medio de los procesos de descomposición de la materia orgánica.

El nitrógeno existe en la orina, principalmente como urea, en los animales acuáticos y los humanos, la cual se hidroliza mediante la enzima ureasa para formar carbonato de amonio. La reacción es la siguiente:

$$\begin{array}{l} NH_2 \\ | \\ C{=}O \\ | \\ NH_2 \end{array} + 2H_2O \xrightarrow{\text{Ureasa}} (NH_4)_2CO_3.$$

La proteína animal y vegetal es descompuesta por las bacterias hasta producir amoniaco:

$$\text{Proteína} \xrightarrow{\text{Bacterias aeróbicas o anaeróbicas}} NH_3.$$

En limnología es de especial interés conocer la forma como los organismos acuáticos excretan nitrógeno. Los invertebrados lo hacen en forma de amoniaco (NH_3). Los peces marinos cartilaginosos lo hacen en forma de urea. En cambio, los peces pulmonados excretan amoniaco cuando disponen de bastante agua, pero cuando escasea, se meten en el lodo y lo hacen en forma de urea. Los peces de agua dulce excretan nitrógeno en forma de amoniaco. Los anfibios, por su parte, excretan amoniaco cuando están en estado de renacuajo, y urea en su estado adulto. El hombre y los mamíferos excretan urea disuelta en un alto contenido de agua.

Los animales terrestres, como los reptiles, las aves y los insectos, excretan nitrógeno en forma de ácido úrico, pero cuando sus excretas llegan al agua, este es convertido, en último término, en nitritos y nitratos.

En resumen, puede decirse que el nitrógeno en los ecosistemas acuáticos es liberado por los animales en forma de amoniaco y urea; en cambio, en los terrestres, en forma de ácido úrico.

Es importante anotar cómo, en cada paso de una forma de nitrógeno a otra, intervienen diferentes tipos de bacterias, de las cuales se conocen actualmente alrededor de 28 géneros. Así, por ejemplo, el grupo de las nitrosomonas convierte el amoniaco, en condiciones aeróbicas, en nitritos, agua y energía:

$$2NH_3 + 3O_2 \xrightarrow{\textit{Nitrosomonas}} 2NO_2^- + 2H^+ + 2H_2O$$

Los nitritos son convertidos en nitratos, también en condiciones aeróbicas, por las bacterias del grupo nitrobacter, así:

$$2NO_2^- + O_2 \xrightarrow{\textit{Nitrobacter}} 2NO_3^-.$$

Los nitratos constituyen el último estado de oxidación del nitrógeno y es la forma como lo utilizan directamente las plantas y las algas para sintetizar las proteínas.

En condiciones anaeróbicas, los nitratos y los nitritos devuelven el nitrógeno gaseoso a la atmósfera (N_2) mediante un proceso llamado *desnitrificación*. De esta manera se cierra el ciclo del nitrógeno, el cual es el punto de partida para iniciarse de nuevo todo el proceso de nitrificadón y síntesis de proteínas anteriormente descrito (véase figura 13.1).

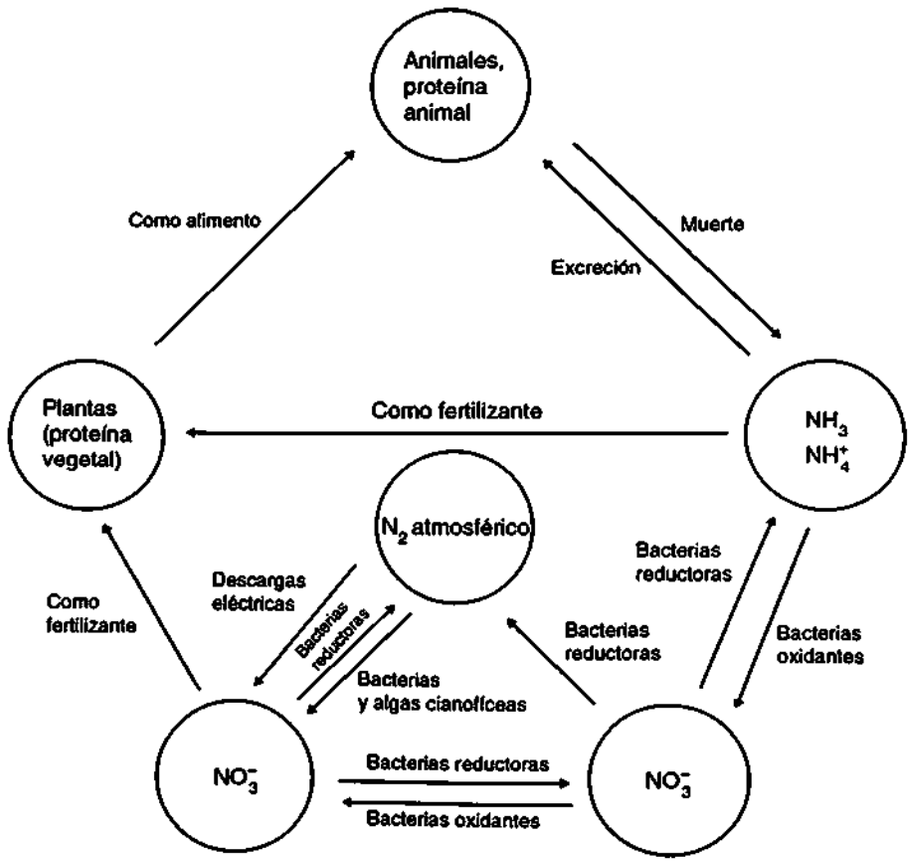


Figura 13.1 Principales etapas en el ciclo del nitrógeno

Fijación del nitrógeno en los ecosistemas acuáticos

Algunos microorganismos, como ciertas bacterias y algas verdeazules, tienen la capacidad de fijar el nitrógeno atmosférico; es decir, transformar el nitrógeno molecular en nitrógeno orgánico en su citoplasma por medio del proceso de la síntesis de proteínas. Entre las bacterias se encuentran los géneros *Clostridium* y *Azotobacter*, y entre en las algas se destacan los géneros *Nostoc*, *Anabaena* y *Aphanizomenon*.

La fijación del nitrógeno molecular (N_2) es un proceso reductor en el cual se forma amoniaco (NH_3) en primer lugar. Este proceso es catalizado por la enzima nitrogenasa compuesta por dos unidades: la primera, conformada por molibdeno, hierro y proteína, y la segunda, por hierro y proteína. Se observa aquí de nuevo la importancia de la presencia del Fe y el Mo en el agua.

Los organismos fijadores de nitrógeno y fotosintetizadores transportan electrones por medio de la ferrodoxina. Para los organis-

mos fotosintetizadores se llevan a cabo otros mecanismos. Por ejemplo, la ferrodoxina provee la hidrogenasa, y el trifosfato de adenosina (ATP) se puede originar por la respiración. Se ha observado que un aumento de carbohidratos incrementa la tasa de fijación de nitrógeno. Es interesante anotar que la nitrogenasa no es específica para un solo sustrato, sino que también puede reducir otros sustratos como hidrógeno, acetileno y monóxido de carbono. Esto es importante, pues mediante el consumo de estos compuestos se puede calcular la fijación de nitrógeno.

Fijación de nitrógeno por bacterias

Los géneros de bacterias más comunes involucrados en la fijación del nitrógeno son *Azotobacter* y *Clostridium pasteurianum*, las cuales viven libremente en el agua, sobre plantas acuáticas y sobre los sedimentos. *Azotobacter* es dominante en medios bien oxigenados; en cambio, *Clostridium* se desempeña mejor en medios anaeróbicos.

En zonas templadas estas bacterias aumentan o disminuyen sus poblaciones al ritmo de las estaciones. *Clostridium*, por ejemplo, aumenta al comienzo de la primavera, disminuye en verano y aumenta en otoño, siguiendo aproximadamente los mismos pulsos del fitoplancton. En cambio, *Azotobacter*, estudiada en algunos lagos polacos, mostró aumentos en primavera y verano.

Estudios realizados en diferentes lagos en zonas templadas mostraron cómo estas dos bacterias no se encontraban en la columna de agua de lagos oligotróficos, pero sí en sus sedimentos. Estudios en lagos mesotróficos y eutróficos expusieron cómo su presencia aumentaba tanto en la columna de agua como en el sedimento, a medida que los lagos estudiados mostraban una mayor eutrofia (Wetzel, 1983).

Estudios del comportamiento de estas bacterias en lagos y embalses neotropicales aún son muy escasos, por lo que es un campo de investigación abierto para los estudiosos de la microbiología acuática. Este tema recibirá especial atención en el capítulo 20, dedicado exclusivamente a la microbiología acuática.

Fijación del nitrógeno por algas verdeazules

Se conocen cerca de sesenta especies de algas cianoficeas, las cuales pueden tomar el nitrógeno del aire y, mediante el proceso de reducción, incorporarlo a sus células. La mayoría de estas algas pertenecen a la familia Nostocaceae de las cuales los géneros *Nostoc* y *Anabaena* son los más representativos en el medio neotropical. Las algas verdeazules existen en gran diversidad de hábitats, desde suelos de desiertos hasta lagos y embalses extremadamente eutrofizados. Los medios ácidos son los más propicios para su desarrollo.

De las algas verdeazules, las que tienen heterocitos son las más activas como fijadoras de nitrógeno. Los heterocitos son células de paredes gruesas con pocos pigmentos fotosintetizadores. En ellos se forma una cámara anaeróbica donde se dan las condiciones para la fijación del nitrógeno. *Anabaena* y *Nostoc* son géneros especialmente ricos en este tipo de células (véase figura 13.1).

Existe un caso de simbiosis en el alga *Anabaena azollae*, la cual vive en mutualismo *Azolla*, una macrofita acuática. *Azolla* da abrigo al alga, proporcionándole protección y nutrientes, y el alga fija el nitrógeno molecular. Algunos autores han comparado esta simbiosis con la de *Rhizobium*-leguminosas.

Asimilación del nitrógeno

El nitrógeno puede ser tomado por algas y plantas en tres formas: como nitratos (NO_3^-), como ion amonio (NH_4^+) y como nitrógeno molecular (N_2). Las dos primeras corresponden a la forma como la toman la mayoría de las plantas y algas; la tercera (N_2) es propia de los procariotes (bacterias y algas cianoficeas).

Una vez que los procariotes han sintetizado el amoniaco a partir del nitrógeno atmosférico, el NH_3 puede convertirse en nitritos o nitratos. Los nitratos y el amoniaco pueden ser tomados por otras plantas, pero después de la asimilación, las enzimas reducen el nitrato a NH_3, el cual puede ser luego aminado. El amoniaco es la base para la formación de los ácidos aspártico y glutámico, aminoácidos a partir de los cuales se forman los demás compuestos nitrogenados orgánicos. En otras palabras, es el punto de partida para la síntesis de proteínas.

Procesos de amonificación, nitrificación y desnitrificación

Como se vió en el ciclo del nitrógeno (véase figura 13.1), los compuestos nitrados pasan por una serie de etapas gobernadas por bacterias. La dirección de este fenómeno puede ser oxidante, es decir, por medio de la producción de nitratos como último estado de oxidación del nitrógeno, o reductor, con la producción final de nitrógeno gaseoso. Las reacciones aquí producidas se llaman de *amonificación*, *nitrificación* y *desnitrificación*.

Amonificación: consiste en formar amoniaco (NH_3) a partir de la descomposición de materia orgánica. Este proceso se realiza, por lo regular, en el sedimento y en él actúan tanto bacterias aeróbicas como anaeróbicas. La producción de amoniaco a partir de urea puede representarse mediante la siguiente reacción:

$$NH_2—CO—NH_2 + H_2O \xrightarrow{Ureasa} 2NH_3 + CO_2$$

El amoniaco en medio ácido o neutro es inestable y se disocia en ion amonio e hidroxilos:

$$NH_3 + H_2O \longrightarrow NH_4^+ + OH^-.$$

En cambio, en medio básico, este proceso no se realiza y parte del NH_3 se puede liberar a la atmósfera.

La amonificación y la excreción de los animales acuáticos constituyen, por tanto, la fuente principal de amoniaco en el agua, aunque la amonificación representa la mayor parte. Estos procesos han sido muy bien estudiados en regiones templadas, donde su desarrollo marcha al ritmo de las estaciones. En las zonas tropicales, en cambio, son aún poco investigados; en ellas parecen estar gobernados por las estaciones de lluvia y sequía. Estudios realizados en dos lagos de Mato Grosso (Brasil), demostraron que aunque los lagos eran bien diferentes, especialmente en cuanto a la producción primaria, la variación estacional de bacterias amonificantes era similar. Los mayores valores fueron encontrados en marzo y noviembre, que corresponden a los de mayor pluviosidad (Esteves, 1988; 1998).

Por otro lado, se halló que la cantidad de bacterias en la columna de agua era cerca de ocho veces superior en el fondo cuando el lago estaba estratificado (véase figura 13.2).

Nitrificación: es el proceso mediante el cual se forman nitritos y nitratos a partir de amoniaco. En él participan algunas bacterias quimiolitrotróficas, llamadas así por participar en un proceso eutrófico en el cual enlaces químicos inorgánicos (como tiosulfato, hierro, manganeso, amoniaco y nitrito) son la fuente de energía y las sustancias orgánicas sirven como donadoras de electrones.

Este proceso se lleva a cabo en dos pasos y en él participan dos tipos de bacterias: *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* (Nitrobacteriaceae). Las reacciones se expresan de la siguiente manera:

$$NH_4^+ + 1{,}5O_2 \xrightarrow{Nitrosomonas} 2H^+ + NO_2^- + H_2O,$$

$$NO_2^- + 1{,}5O_2 \xrightarrow{Nitrobacter} NO_3^-.$$

Todo el proceso de la nitrificación se puede resumir en la siguiente reacción:

$$NH_4^+ + 2O_2 \xrightarrow{Bacterias} NO_3^- + H_2O + 2H^+.$$

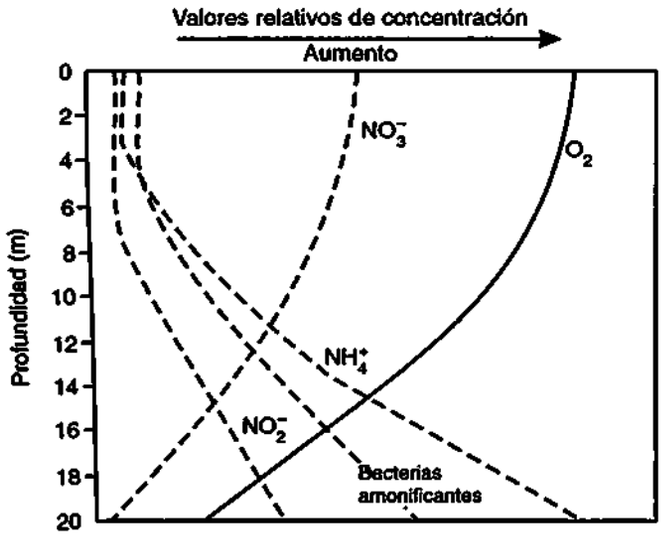


Figura 13.2 Comportamiento hipotético del oxígeno, las bacterias amonificantes y las tres formas de nitrógeno en un cuerpo de agua estratificado

Esto significa que cada molécula de amonio requiere dos moléculas de oxígeno para su oxidación hasta nitrato.

Ya que este proceso es netamente aeróbico, es de esperarse poco o nada de amonio en la zona eufótica de los lagos; en cambio, se espera encontrar un incremento progresivo con la profundidad. La figura 13.2 resume el comportamiento hipotético de todos estos procesos en un lago o represa estratificados. Es importante pensar en esta situación, ya que muchas represas en el trópico alcanzan este estado de estratificación química, por falta de circulación.

Desnitrificación: es el proceso por medio del cual algunas bacterias anaeróbicas facultativas devuelven a la atmósfera nitrógeno como N_2 y N_2O. El proceso de desnitrificación puede significar, en ciertas circunstancias, pérdida valiosa de nitrógeno para el ecosistema del cual se requiere productividad. Pero en términos de devolver nitrógeno gaseoso al aire, es muy valioso conservar los ecosistemas de tundra, páramo y pantanos, además del valor estético que estos proporcionan.

La reacción general de desnitrificación se puede representar así:

$$NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow N_2O \rightarrow N_2.$$

En altas temperaturas predomina la producción de N_2, y en bajas temperaturas, la de N_2O, pero finalmente todo se convierte en N_2.

Muchas bacterias anaeróbicas facultativas como *Pseudomonas*, *Escherichia* y *Micrococcus* pueden utilizar el nitrato como un aceptor de hidrógeno en la oxidación de materia orgánica. Las reacciones de desnitrificación están asociadas con la enzima reductasa de nitrógeno y requieren cofactores de hierro y molibdeno. Operan tanto en medios aeróbicos como anaeróbicos.

Hutchinson (1957) ejemplifica esta situación con la glucosa, así:

$$C_6H_{12}O_6 + 12NO_3^- \rightarrow 12NO_2^- + 6O_2 + 6H_2O,$$

$$C_6H_{12}O_6 + 8NO_2^- \rightarrow 4N_2 + 2CO_2 + 4CO_3 + 6H_2O.$$

Las reacciones de desnitrificación ocurren más intensamente en medios anaeróbicos y en sedimentos con mucha materia orgánica oxidable.

La capacidad de ciertas bacterias de utilizar el nitrato como aceptor de electrones en la cadena respiratoria, en vez de oxígeno, es conocida también como *respiración de nitrato*. Esta puede ser de dos formas:

- *Desnitrificación:* que consiste en reducir el nitrato a nitrógeno molecular:

$$\{H\} + 2H^+ + 2NO_3^- \longrightarrow N_2 + 6H_2O.$$

- *Amonificación:* consistente en reducir el nitrato a amonio:

$$\{H\} + H^+ + NO_3^- \longrightarrow NH_4^+ + OH^- + 2H_2O.$$

Tanto nitrificación como desnitrificación ocurren de forma simultánea en un lago; pero la primera lo hace principalmente en la zona aeróbica, en tanto que la segunda en la anaeróbica. Ambos procesos no son antagónicos; por el contrario, se complementan.

Presencia de amoniaco, nitratos y nitritos en los ecosistemas acuáticos neotropicales

A causa de lo diversificado de los ecosistemas acuáticos neotropicales, que van desde los grandes ríos de la región amazónica hasta las pequeñas corrientes de altas montañas andinas, y desde lagos oligotróficos de altas montañas hasta ciénagas eutrofizadas de las partes bajas, es de esperarse la ocurrencia de amplios rangos de variación en sus nutrientes.

En términos generales, los valores de nitrógeno en la región amazónica, en sus tres formas, son bajos. Varios autores (Fittkau, 1964; Sioli, 1964; Klinge y Ohle, 1964) han reportado valores promedio de 0,03 mgL^{-1} de NO_3^- y 0,001 mgL^{-1} de NO_2^- considerados muy bajos (véase tabla 13.1).

La explicación para estos valores tan bajos radica en el hecho de que, en la selva amazónica, los nutrientes circulan permanentemente en la biomasa vegetal y queda muy poco disponible en el suelo, por la alta tasa de consumo de las plantas. Esto incide en que las aguas sean igualmente pobres en nutrientes; sin embargo, la riqueza ictiológica de sus aguas depende en gran parte del alimento alóctono animal y vegetal que proporciona la selva a los ríos. Para una mayor información sobre la limnología de la región amazónica consúltense Day y Davies (1986) y Rzóska (1978).

Igualmente, estos valores son muy bajos en los arroyos de las altas montañas andinas, ya que las aguas corren por lechos pobres en nutrientes y regiones aún no perturbadas por el hombre. Pero a medida que se llega a las partes bajas andinas, como los valles del Cauca y el Magdalena, el valor de los nutrientes aumenta considerablemente, por el arrastre de sedimentos a causa de las lluvias en los suelos erosionados, del vertimiento de contaminantes domésticos e industriales en estos ríos en Colombia y de la actividad agrícola.

Los lagos de alta montaña andinos son igualmente muy oligotróficos, pues la mayoría de ellos son de origen glaciar y aún no han sido perturbados por la actividad humana. Sin embargo, la laguna de La Tota, en Boyacá, comienza a mostrar síntomas de eutrofización, por la intensa actividad agrícola que se lleva a cabo en sus alrededores.

Por otra parte, las ciénagas en las regiones bajas tropicales están influenciadas, la mayor parte del año, por los ríos; por ende, están sujetas a recibir mayor aporte de nutrientes. Por ello, todos estos cientos de ciénagas están sometidas a una rápida eutrofización.

El caso de los embalses es muy variable, ya que la cantidad de nutrientes depende del tiempo de retención del agua y del estado de conservación de la cuenca hidrográfica. Datos de 17 embalses en el estado de São Paulo y de 7 en Colombia muestran valores bajos de nutrientes, lo que puede llevar a clasificarlos entre oligo y mesotróficos (véase tabla 13.1). En el caso de los 17 embalses estudiados en Brasil, los rangos de variación son tan grandes entre ellos que hay desde oligotróficos hasta eutróficos (Maier y Takino, 1985).

El problema con algunos embalses tropicales es que muchos de ellos, por su profundidad y prolongados períodos de retención hidráulica, forman estratificaciones químicas duraderas, lo que hace que los valores de nutrientes varíen drásticamente con la profundidad. La figura 13.2 muestra estas variaciones hipotéticas en un lago o embalse estratificado.

Este es uno de los aspectos más caracte-

Tabla 13.1 Valores promedio de nutrientes en algunos ecosistemas acuáticos neotropicales

Tipo de ecosistemas	*Valores en mgL^{-1}*			
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	PO_4^{-3}
Ríos				
Amazonas	0,03	0,001	-	0,001
Tributarios del Amazonas	0,01	0,001	-	0,02
Bogotá	2,7	-	1,25	-
Medellín	2,5	1,0	0,8	2,0
Magdalena	0,2	-	0,8	0,55
Cauca	0,1	0,009	1,03	0,07
San Jorge	0,2	-	-	0,23
Sinú	0,8	-	0,3	0,8
Arroyos de la Región Andina	0,1	0,01	0,001	0,001
Lagos				
La Tota (Boyacá)	2,2	-	-	0,12
La Cocha (Nariño)	0,2	0,01	0,07	0,03
Titicaca (Bolivia)	1,5	0,2	0,1	0,2
Ciénagas				
Cinco ciénagas del Bajo Magdalena	2,5	-	0,4	0,6
Embalses				
17 embalses del Estado de São Paulo	0,07	0,02	0,2	0,01
Siete embalses de Antioquia	0,2	0,1	0,1	0,01

rísticos de la limnología tropical que requiere un intenso estudio en el futuro. La falta de períodos marcados de circulación, como ocurre en las zonas templadas (primavera y otoño), provoca estratificaciones químicas prolongadas o permanentes, con fondos anóxicos, lo que limita la vida en los embalses y dificulta la operación de las centrales hidroeléctricas.

Clasificación de los lagos con base en la concentración de los compuestos nitrogenados

Vollenweider (1968) presenta una clasificación de los lagos europeos de acuerdo con el contenido de amoniaco, nitratos y nitritos (véase tabla 13.2). Aunque los valores de dicha tabla corresponden a zonas templadas, parece razonable aplicarlos en buena parte de las zonas tropicales, basados en lo que hasta ahora se conoce, y tomarlos transitoriamente como punto de partida.

Determinación de las formas de nitrógeno en el agua

La determinación más común de los nitratos se logra por medio del método del ácido difenildisulfónico. Los nitratos reaccionan con el ácido fenildisulfónico para producir un nitroderivado que, en solución alcalina, toma un color amarillento. Los resultados se obtienen por espectrofotometría (APHA, AWWA & WPCF, 1995).

Para determinar los nitritos se utilizan soluciones de ácido sulfanuico y naftilamina y la lectura se hace por espectrofotometría (APHA, AWWA & WPCF, 1995).

Para la determinación del amoniaco se parte de la base de que todo está como ion amonio o en equilibrio, según la siguiente ecuación:

$$NH_4^+ \rightleftharpoons NH_3 + H^+.$$

Para su medición en el laboratorio, se utiliza el tartrato sódico y el reactivo de Nessler y su lectura se obtiene por espectrofotometría (APHA, AWWA & WPCF, 1995).

El fósforo

El fósforo es el elemento biogénico que desempeña el papel más importante en el metabolismo biológico. En comparación con los demás nutrientes, es el menos abundante y, al tiempo, es el factor más limitante en la productividad primaria. El fósforo hace parte de las moléculas más esenciales para la vida como el ATP (trifosfato de adenosina) portador de energía, el ADN y ARN (ácidos nucleicos) portadores de la herencia y codificadores en la síntesis de proteínas.

El fósforo se encuentra en las rocas principalmente como ortofosfato (PO_4^{-3}). La principal fuente de este ion son las rocas ígneas, una de las cuales es la *apatita* [$Ca_5(PO_4)^3$]. Aparte de la apatita existen más de doscientos minerales que contienen fósforo. La fosfina (PH_3) es una forma de fósforo que se encuentra en pantanos y que en las noches se observa como fuegos fatuos, al ponerse en contacto con el oxígeno del aire.

La acción de las lluvias disuelve las rocas con la ayuda del ácido carbónico; así, el fósforo liberado, es transportado finalmente al mar. Parte del fósforo aquí depositado es removido de nuevo en ciertas regiones mediante el *fenómeno ascensorial (upwelling)* donde es aprovechado por el fitoplancton marino, el cual favorece una rica producción de peces que, a su vez, sirve de alimento a las aves marinas productoras de guano. El guano depositado en las islas y acantilados regresa de nuevo al mar como fertilizante; parte del guano también regresa a los continentes por medio de las industrias procesadoras de abono. Este fenómeno se presenta especialmente en las costas del Perú, donde ya es famosa la producción de peces en esta región marina, hasta tal punto que constituye uno de los principales ingresos para esa nación.

Actualmente, el hombre también agrega fósforo a los ecosistemas acuáticos mediante los fertilizantes y detergentes utilizados en la agricultura y en la industria.

Formas químicas del fósforo

El fósforo se encuentra en la naturaleza en dos formas principales, a saber: ortofosfatos y polifosfatos. Las formas de ortofosfatos más comunes son las siguientes:

- Fosfato trisódico (Na_3PO_4),
- Fosfato disódico (Na_2HPO_4),
- Fosfato monosódico (NaH_2PO_4),
- Fosfato de amonio [$(NH_4)2HPO_4$)].

En cuanto a los polifosfatos, las formas más comunes son estas:

Tabla 13.2 Clasificación de los lagos europeos de acuerdo con el contenido de nitrógeno en sus tres formas

Tipo de lago	*Amoniaco (mgL^{-1})*	*Nitratos (mgL^{-1})*	*Nitritos (mgL^{-1})*
Oligotrófico	0,0-0,3	0,0-1,0	0,0-0,5
Mesotrófico	0,3-2,0	1,0-5,0	0,5-5,0
Eutrófico	2,0-15,0	5,0-50,0	5,0-15,0

Fuente: tomada de Esteves (1998).

- Hexametafosfato de sodio $[Na_3(PO_3)^6]$,
- Tripolifosfato de sodio ($Na_5P_3O^{10}$),
- Pirofosfato trisódico ($Na_{21}P_2O_7$).

Los polifosfatos en solución acuosa regresan a la forma orto de la cual derivaron.

La tasa de reversión aumenta con altas temperaturas y bajo pH. También las bacterias contribuyen a esta reversión, la cual, como es de suponer, es más lenta en aguas oligotróficas que eutróficas.

Desde el punto de vista limnológico, la forma más importante es el ortofosfato, pues es la forma soluble y asimilable; por ello se le nombra como fósforo soluble reactivo (FSR) o fósforo asimilable. Además, es la manera como las plantas acuáticas y el fitoplancton pueden absorberlo. Los fosfatos son extremadamente reactivos e interactúan con muchos cationes para formar, especialmente bajo condiciones oxidantes, compuestos insolubles que se precipitan. Los fosfatos pueden regresar de nuevo y estar disponibles para las algas mediante la absorción de coloides inorgánicos y compuestos particulados como arcillas, carbonatos e hidróxidos.

La disponibilidad de los fosfatos en el agua como PO_4^{-3} aumenta en pH básicos y disminuye en pH ácidos. En parte, esto explica porqué los lagos de pH básicos son más productivos que los ácidos.

En los trópicos, las altas temperaturas aumentan el metabolismo de las plantas y el fitoplancton, por lo que el FSR se consume más rápidamente. Esto explica por qué los valores de FSR son por lo general muy bajos en lagos tropicales. Los valores promedio varían entre 0,001 y 0,002 mgL^{-1}. La tabla 13.1 presenta cifras superiores a estos valores, pero se debe a que son ecosistemas muy intervenidos por el hombre o muy eutrofizados.

Ciclo del fósforo

Antes se creía que el ciclo del fósforo se basaba solo en la simple mineralización de la materia orgánica, que al descomponerse en los sedimentos lo liberaba y lo ponía de nuevo a disposición de las algas. Ohle (1958*b*) demostró que la liberación del fósforo ocurre aun en las capas superficiales de los lagos antes de sedimentarse. El fosfato está formado en principio por fósforo orgánico disuelto, rápidamente descompuesto por microorganismos y asimilado por el fitoplancton y las plantas acuáticas. Este tipo de rápida asimilación fue llamado *circulación de corto circuito* o *ciclo rápido*. La otra parte del fósforo, atrapada en los detritos, va al sedimento, donde es liberado más lentamente, dependiendo de las condiciones químicas del medio, sobre todo de oxígeno y de pH (véase figura 13.3).

El fitoplancton y las plantas acuáticas son tomados por los peces, los que lo liberan de nuevo en las heces. El zooplancton, por su parte, es el gran responsable de que el fósforo esté disponible en la columna de agua para ser así reciclado en forma inmediata. Este hecho es de evidente importancia en lagos de zonas templadas, durante las épocas del florecimiento de las algas, por los períodos de circulación de primavera y otoño.

Aunque este fenómeno no ha sido estudiado suficientemente en el trópico, es de esperar que parte del fósforo presente en la columna de agua esté disponible debido a dicho mecanismo. Sin embargo, hay que tener en cuenta que las altas temperaturas tropicales prevalecientes a lo largo del año aceleran la actividad fitoplanctónica, por lo que deberá haber un suplemento de fósforo alóctono, especialmente en lagos oligotróficos. Quizá en lagos muy eutróficos este mecanismo de circuito rápido sea autosuficiente.

La asimilación del FSR en la zona eufótica, o mejor, trofogénica, se lleva a cabo con rapidez, y cerca del 95% del fósforo pasa de la forma disuelta a la particulada, representada como biomasa principalmente en el fitoplancton y las bacterias.

El fósforo orgánico en el seston se presenta en dos formas: una fracción que se recicla, en la cual el fósforo pasa rápidamente a compuestos de bajo peso molecular, y otra fracción de fósforo orgánico y coloidal que se recicla más lentamente.

El estudio de la dinámica de la incorporación y retorno del fósforo en el agua ha demostrado ser muy rápida y ha sido calculada entre 5 y 10 minutos (Wetzel, 1983).

El zooplancton, que se alimenta de seston, excreta fósforo soluble y amonio. Las algas y las bacterias utilizan estos nutrientes, pero en épocas de rápido crecimiento poblacional de estos organismos el suministro de fósforo y amonio puede tornarse crítico.

La cantidad de fósforo que requieren las algas para su desarrollo varía mucho de especie a especie y son mejor adaptadas las que pueden tomar ventaja de esta situación en lagos muy oligotróficos. Además, las algas deben competir con ciertas bacterias por el fósforo; así, si los sustratos orgánicos para el crecimiento bacteriano son altos, el crecimiento del fitoplancton puede verse afectado. Hutchinson (1957) presenta los valores mínimos de fosfatos requeridos por ciertas algas, como se indica en la tabla 13.3.

Ya que mucho fósforo se pierde en el sedimento, debe haber un suministro exterior que garantice la productividad primaria en los lagos. La principal fuente es el fósforo arrastrado por las lluvias y la erosión. Es obvio que la cantidad suministrada varía con la naturaleza geoquímica del terreno, con el estado de conservación de las cuencas y el grado de contaminación de origen doméstico, agrícola e industrial de la región.

Para propósitos de acuicultura, el hom-

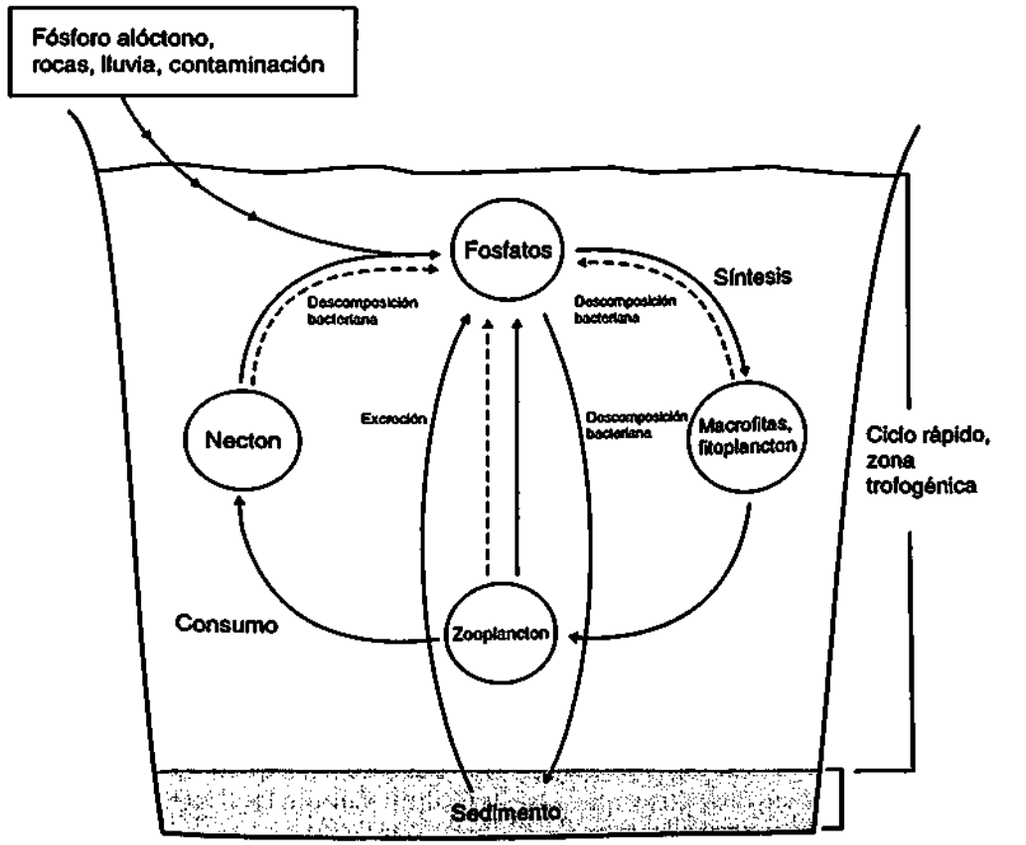


Figura 13.3 Representación esquemática de los principales pasos del ciclo del fósforo en un lago

Tabla 13.3 Valores mínimos de fosfato necesarios para el crecimiento de algunos taxones comunes de algas verdes y diatomeas

Alga	*Valores en mgm^{-3}*
Pediastrum boryanum	89
Staurastrum pardoxum	89
Botryococcus braunii	89
Asterionella gracillima	45
Nitzschia palea	18
Tabellaria flocculosa	18

bre debe suministrar fósforo complementario al medio acuático, con el fin de incrementar la productividad.

Otra forma de incorporar el fósforo a la columna de agua es por medio de la actividad de los invertebrados bentónicos. Algunas formas de larvas excavadoras, como ciertos efemerópteros y dípteros, remueven el sedimento del fondo y pueden arrastrar consigo cantidades de fósforo en su proceso de emergencia. Igualmente, ciertos peces que remueven sedimentos en búsqueda de alimento, como las carpas, pueden desempeñar también un papel importante en el retomo de fósforo a la zona trofogénica. La acción de los organismos bentónicos puede ser muy importante en ciénagas tropicales, las cuales, por su poca profundidad, están sometidas a continuos períodos de circulación favorecidos principalmente por los vientos.

Absorción de los fosfatos por las macrofitas y el fitoplancton

El hombre conoce hace mucho tiempo los mecanismos con que las plantas terrestres toman los nutrientes y los retornan luego al medio en la descomposición de la materia orgánica. Se han realizado numerosas investigaciones que muestran la dinámica de las plantas acuáticas en la toma y retorno de nutrientes, en especial del fósforo en el agua. En principio se ha encontrado que el sistema vascular de las plantas acuáticas es muy reducido. La morfología de las hojas de estas plantas revela una gran reducción, y aun pérdida completa, de la cutícula en las paredes de las células epidérmicas. Se ha encontrado que las hojas de estas plantas son las responsables de la mayor parte de la absorción de los nutrientes, sirviendo las raíces básicamente de soporte.

El uso del fósforo radiactivo ha ayudado a esclarecer mucho acerca de la toma de este nutriente por las plantas acuáticas y por el fitoplancton. La liberación es más lenta en las plantas y más rápida en las algas epifitas. Al morir, las macrofitas liberan hasta un 50% del fósforo en solo pocas horas (Wetzel, 1983). Esto revela la importancia de estas plantas en el mantenimiento del ciclo del fósforo en el agua. La liberación de este elemento se ve acelerada con el aumento de la temperatura, pero también varía con el estado de madurez de la planta. También se ha encontrado que el fósforo se libera más rápidamente en la zona trofogénica, por lo que se confirma la teoría del ciclo rápido o de *corto circuito* de Ohle (1958*b*).

El papel de las macrofitas en el ciclo del fósforo es aun mayor en aquellos lagos poco profundos, donde puede desarrollarse vegetación enraizada en toda la extensión del mismo. La ventaja de las plantas enraizadas es que tienen una mayor y permanente disponibilidad de fósforo con relación al fitoplancton y las bacterias. Como ya se dijo, estos organismos pueden llegar a agotar el fósforo de la zona trofogénica durante épocas de intenso desarrollo.

Podría decirse, por último, que las macrofitas actúan como especies de bombas que extraen el fósforo del sedimento, poniéndolo a disposición del fitoplancton en la columna de agua.

El fitoplancton representa un papel importante en la absorción del FSR por las algas y ciertas bacterias fotosintetizadoras. La absorción del fosfato por las algas (y vegetales en general) está ligada a la reacción de fosforilación, es decir, producción de ATP en el cloroplasto por medio de reacciones que son activadas por la luz. De esta manera se puede explicar la estrecha relación existente entre la absorción del fosfato y la actividad fotosintetizadora del fitoplancton. Se ha encontrado, igualmente, que la absorción de fosfatos por las algas está determinada por la concentración de estos en las células, siendo menor cuanto mayor sea su concentración en ellas.

Estudios realizados por Zaiss (1976) demostraron que el alga *Oscillatoria redekei* podía almacenar fósforo como polifosfatos y metafosfatos, y utilizarlo luego para su crecimiento, en épocas de deficiencia de fósforo en el agua. Lo anterior significa que la toma y el retorno del fósforo en el agua no es tan simple como puede parecer a primera vista y que existen grandes variaciones de ecosistema a ecosistema y de especie a especie.

El fósforo en los sedimentos

El intercambio de fósforo entre los sedimentos y la columna de agua constituye un paso largo y complejo en el ciclo del fósforo (véase figura 13.3). El mecanismo que hace precipitar el fósforo y devolverlo de nuevo al agua depende de una serie de factores físicos, químicos y biológicos. Existe una cantidad mucho mayor de fósforo en los sedimentos que en la columna de agua, lo cual tiene que ver con la habilidad de los sedimentos para retornarlo, con las condiciones del agua y con el tipo de biota en los sedimentos; juntos pueden alterar el retorno del fósforo a la zona trofogénica.

Precipitación del fósforo

Entre los elementos que intervienen en la precipitación de los fosfatos o su inmovilización se encuentran: hierro, aluminio, sulfatos, compuestos orgánicos, pH y condiciones de oxidorreducción.

El hierro es el elemento (ion) que más interviene en la precipitación de los fosfatos. Se ha demostrado que la acción de estos iones sobre la dinámica del fosfato depende de su estado de oxidación, de la concentración de oxígeno y del pH del medio. En entornos con abundante oxígeno y pH cerca de 7,0, el hierro se encuentra en forma oxidada, como ion férrico (Fe^{+3}). En condiciones un poco ácidas, se encuentra precipitado en forma de hidróxido de hierro hidratado, por lo que puede absorber fosfato en la superficie y precipitarlo a los sedimentos. También las bacterias ferruginosas favorecen la formación de hidróxido de hierro hidratado.

Si la concentración del ion férrico es mayor que la de fosfatos, estos serán absorbidos por las partículas de hidróxido de hierro hidratado. Dicha absorción es más eficiente en un medio ácido; cuando el proceso es muy intenso, se deposita el hidróxido de hierro sobre el sedimento como una película color marrón.

Las arcillas también desempeñan un papel significativo en la absorción del fosfato, principalmente aquellas que tienen hierro y aluminio. Este fenómeno es muy importante en las aguas tropicales que reciben grandes aportes de arcillas a causa de la erosión y del arrastre de sedimentos. Mucho fosfato puede perderse en lagos y represas tropicales por este fenómeno. Las arcillas, además, reducen la zona eufótica y, por tanto, las posibilidades de fotosíntesis.

Por su parte, el aluminio y el manganeso se comportan de una forma similar al hierro a un pH por debajo de 5,0. Estos dos elementos forman complejos con los fosfatos, precipitándolos. A pH altos, el calcio también puede precipitar el fósforo en forma de fosfato de calcio.

El problema de la precipitación del fosfato es que este queda excluido de la circulación en la zona trofogénica, con grandes implicaciones en la productividad del ecosistema. Lo anterior demuestra que el manejo y el control de los ecosistemas acuáticos deben ser muy cuidadosos, si se trata de aumentar su productividad, cuando se agregan abonos ricos en fosfatos, pues estos se pueden perder en condiciones inadecuadas de pH.

14

El ensamble fitoplanctónico

Los productores primarios de plancton reciben el nombre de *fitoplancton*. La mayoría son organismos microscópicos que flotan en el agua a merced de su movimiento; de ahí el significado de la palabra plancton: errante. El fitoplancton es quizá el grupo de organismos acuáticos mejor conocido y estudiado. Existen formas planctónicas para la mayoría de los grupos algales, pero hay pocas formas planctónicas de algas rojas y ninguna de algas pardas y carofitas.

Según Hense (1897), el plancton incluye todas las partículas orgánicas que flotan libre e involuntariamente en las aguas abiertas de la zona limnética o pelágica, independientemente de las riberas y el fondo. Esta definición es criticada, porque el plancton en general no flota; hay pocos organismos planctónicos que flotan; por el contrario, la mayoría son siempre más densos que el agua. Por ello, las adaptaciones específicas de los organismos planctónicos para la vida pelágica son indispensables y parecen más dirigidas a prolongar el mantenerse en suspensión. Sin embargo, hay ocasiones en que es beneficioso para los organismos planctónicos ser capaces de evitar las capas de agua subsuperficiales y en que una tasa de hundimiento positivo es ventajosa. Esto lleva directamente al segundo punto, referente a que muchos organismos planctónicos no están confinados exclusivamente a la zona pelágica, pues pueden pasar parte o más de sus ciclos de vida en el sedimento o en otros hábitats (por ejemplo, la zona litoral). Dicho de otra forma, muchos organismos presentes en las aguas abiertas son facultativamente planctónicos (o meroplanctónicos).

Por estas razones, Reynolds (1984) define el *plancton* como la comunidad de plantas y animales adaptada a la suspensión en el mar o en aguas dulces, y que está sometida a movimiento pasivo por el viento y las corrientes. En el caso del fitoplancton se trata de vegetales planctónicos.

Según Harris (1986), la definición estricta del fitoplancton se confunde por la presencia de especies que viven normalmente en la superficie del sedimento y que se resuspenden por turbulencia, lo que significa que parte de las especies presentes en la columna de agua realmente no pertenecen al plancton, pues sus quistes pueden permanecer en el fondo por meses o años, siendo euplanctónicos solo una parte de su ciclo. Tales especies son más comunes en lagos pequeños, pues en el mar jamás serían resuspendidas. Por ello, una definición estricta es difícil, siendo, según este autor, restringida para propósitos prácticos a aquellas algas que comúnmente ocurren en la superficie o aquellas que completan una porción significativa de sus ciclos vitales en tales aguas.

En definitiva, una definición más completa debe cobijar los aspectos considerados por Reynolds (1984) y Harris (1986), es decir,

el fitoplancton es un ensamble de organismos planctónicos en su mayoría fotoautotróficos, adaptados a la suspensión en las aguas abiertas (zona limnética) de los sistemas lenníticos, en la zona pelágica del mar, o en los ríos, sometido a movimiento pasivo por el viento y las corrientes, que comúnmente se presentan en la superficie del agua (en la zona fótica), o completan una porción significativa de sus ciclos vitales en dicha zona.

Desde el punto de vista del ecólogo terrestre, el plancton aparece muy uniforme. En las clasificaciones usuales de los tipos biológicos de la vegetación, al lado de numerosos tipos biológicos descriptivos de la vegetación terrestre, todos los organismos fitoplanctónicos aparecen comprimidos en un solo grupo: el de los *talohidrófitos errantes* (Margalef, 1983). De acuerdo con la experiencia humana estándar, el fitoplancton está conformado entonces por organismos pequeños. Sin embargo, dentro del fitoplancton existe un amplio rango de tamaños celulares que van desde las pequeñas células procarióticas y eucarióticas (equivalentes al tamaño de bacterias) hasta los grandes dinoflagelados visibles a simple vista. Esto implica un rango de tamaño (volumen) de al menos cinco órdenes de magnitud. Igualmente, debe considerarse que aunque las razones S/V (superficie / volumen) varían de forma más conservadora dentro de solo tres órdenes de magnitud (0,01 hasta aproximadamente 4 μm^{-1}, Reynolds 1984*a*), las diferencias son grandes. Si se excluyen las colonias mucilaginosas, las típicas razones S/V se ubican en el rango 0,2 a 4,0 μm^{-1} (véase figura 14.1). Además, sus tasas de crecimiento oscilan entre unas pocas duplicaciones por día para las especies de crecimiento más rápido, hasta una duplicación semanal o cada 10 días para las especies de menor crecimiento. Consecuentemente, estas diferencias son equivalentes a las que hay entre un musgo y un árbol. Por ello, no pueden tener la misma ecología ni considerarse tan similares.

Existen varias aproximaciones para clasificar el fitoplancton y el plancton; en general, de acuerdo con el tamaño; así lo hacen Margalef (1955), Peres y Deveze (1963), Dussart (1966), Hutchinson (1967) y Sieburth *et al.* (1978) (véase tabla 14.1)

En concordancia con el tipo de hábitat, algunos autores (Hutchinson 1967, González 1988, Prescott 1967, Margalef 1983) clasifican el plancton de la siguiente manera.

De acuerdo con su permanencia: 1. *euplancton* (plancton verdadero que permanece durante toda su existencia como tal), 2. *meroplancton* (organismos planctónicos solo durante una fase de su existencia), 3. *pseudoplancton* (formas bentónicas y perifíticas arrancadas al sustrato, por lo que son consideradas plancton accidental; muchas clorofíceas pertenecen al plancton accidental, dispersas a partir de poblaciones más densas que se hallan en las orillas o entre las plantas litorales, otras pertenecen al mismo tipo biológico de las diatomeas).

De acuerdo con su hábitat: 1. *limnoplancton* (plancton de los lagos), 2. *tetoplancton* (organismos potencialmente planctónicos, simplemente posados sobre el fondo o sobre otros organismos), 3. *heleoplancton* (plancton de las lagunas), 4. *ticoplancton* (todas las algas que no están claramente asociadas a un sustrato ni flotan libremente), también se conocen como *metafiton;* se originan de poblaciones planctónicas verdaderas que se agregan entre las macrofitas de la zona litoral, por los movimientos del agua hacia esta zona; así mismo, por migración desde poblaciones algales densas de las comunidades epipélicas y epifíticas).

El fitoplancton de los medios marino y de agua dulce está conformado por un elevado número de especies que utilizan un fondo común de nutrientes y experimentan fotosíntesis en un medio relativamente no estructurado. ¿Cómo pueden coexistir todas estas especies, en un medio con deficiencia de nutrientes y donde la competencia por ellos es intensa? Si en el agua hay unas 4.000 especies de fitoplancton y aparentemente todas hacen lo mismo (pues tienen similares requerimientos de luz y nutrientes) ¿por qué hay tantas?, ¿cómo pueden coexistir en la zona pelágica de un lago, laguna o del océano, ambientes

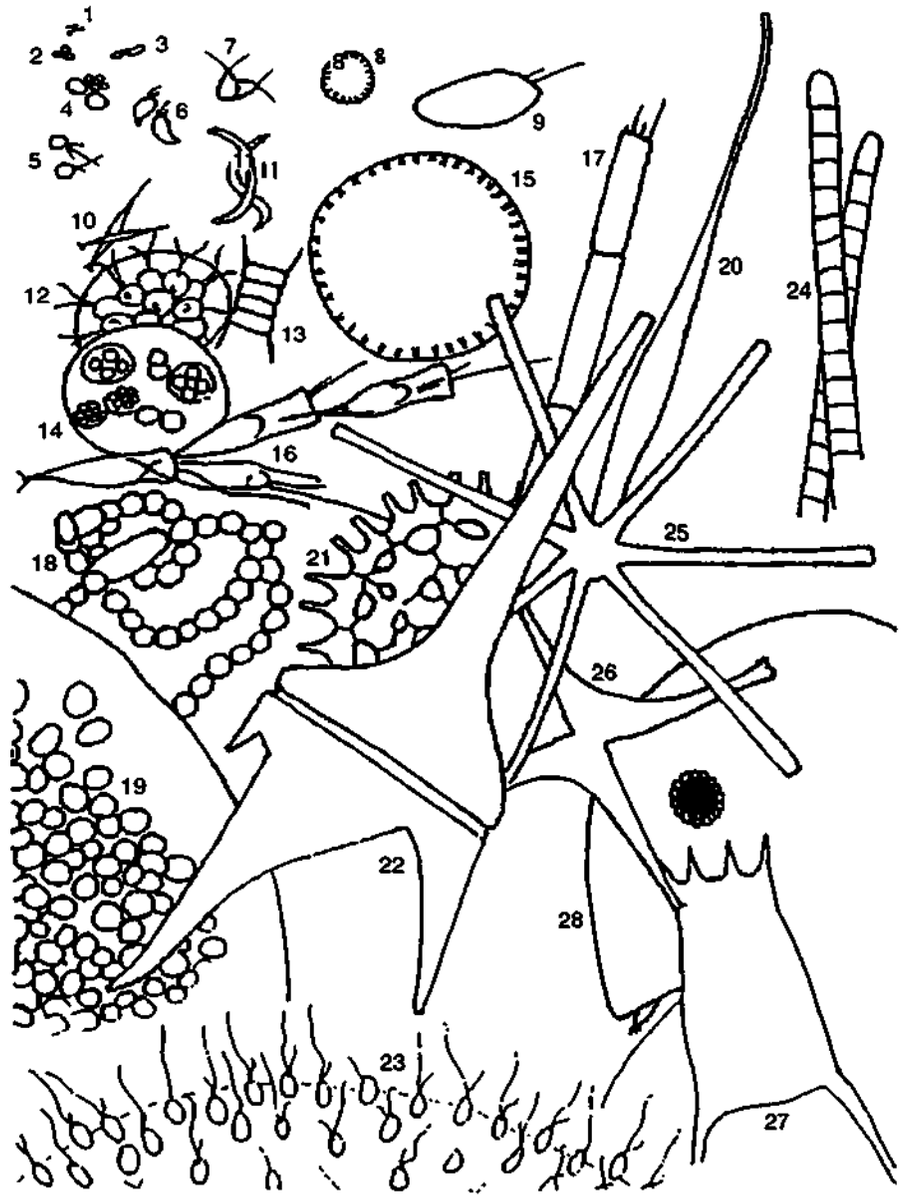


Figura 14.1 Esquema comparativo de las formas generales y los tamaños de diferentes géneros fitoplanctónicos en agua dulce. 1. *Chromatium;* 2. *Synechococcus;* 3. *Stichococcus;* 4. *Chlorella;* 5. *Chrysochromulina;* 6. *Rhodomonas;* 7. *Chlamydomonas;* 8. *Cyclotella;* 9. *Cryptomonas;* 10. *Ankyra;* 11. *Monoraphidium;* 12. *Eudorina;* 13. *Scenedesmus;* 14. *Sphaerocystis;*15. *Stephanodiscus;* 16. *Dinobryon;* 17. *Aulacoseira;* 18. *Anabaena;* 19. *Microcystis;* 20. *Closterium;* 21. *Pediastrum;* 22. *Ceratium;* 23. *Uroglena;* 24. *Planktothrix;* 25. *Asterionella;* 26. *Staurastrum;* 27; *Keratella;* 28. *Daphnia.*

Fuente: tomada de Reynolds (1997).

Tabla 14.1 Categorías de tamaños otorgadas al fitoplancton de acuerdo con diversos autores

Tamaño (µm)	*Macro (mega)*	*Meso*	*Micro*	*Nano*	*Pico*
Margalef (1955)	>1.000	500-1.000	50-500	5-50	0,5-5
Log_{10}	3,0	2,7-3,0	1,7-2,7	0,7-1,7	–0,3-0,7
Peres y Deveze (1963): para fitoplancton marino	>5.000	1.000-5.000	60-1.000	5-60	<5
Log_{10}	>3,7	3-3,7	1,8-3,0	0,7-1,8	<0,7
Dussart (1965)	>2.000	200-2.000	20-200	2-20	0,2-2,0
Log_{10}	>3,3	2,3-3,3	1,3-2,3	0,3-1,3	–0,7-0,3
Sieburth *et al.* (1978)	-	200-2.000: algas coloniales grandes	20-200: células y cenobios grandes	2-20: algas unicelulares y protistas	0,2-2,0: algas unicelulares y bacterias
Log_{10}	-	2,3-3,3	1,3-2,3	0,3-1,3	–0,7-0,3

con poca diferenciación de nicho? Esto es lo que se ha denominado la *paradoja del plancton*, descrita por Hutchinson (1961) como una posible excepción al principio de exclusión competitiva, especialmente en agua agitada. En realidad, según este autor, el ambiente planctónico no es tan homogéneo e isotópico como parece, pues presenta gran variedad de fluctuaciones ambientales que son, en última instancia, las responsables de la alta diversidad de este ensamble. Hutchinson, en el mismo año, anotaba que el ambiente acuático se encontraba en un continuo estado de flujo, con niveles de energía radiante, temperatura y concentraciones de nutrientes variando en escalas de tiempo desde horas hasta años. De esta forma, las interacciones competitivas no permanecen estables y el estatus competitivo puede cambiar continuamente, permitiendo que, en un grupo rico en especies, estas coexistan y no se excluyan competitivamente.

Por lo anterior, en el fitoplancton hay notables enjambres de especies congéneres. Se manifiestan principalmente en géneros ricos en especies, como los marinos *Ceratium* y *Chaetoceros*. Las aguas dulces, y especialmente las ácidas, ofrecen ejemplos donde se llega a la exageración: los géneros *Tribonema*, *Phacus*, *Trachelomonas*, y muchas *Zygnemales* están representados por gran cantidad de especies que viven juntas en una misma masa de agua. Este fenómeno alcanza características extremas en las desmidiáceas. En las aguas ácidas, especialmente en turberas, se pueden encontrar juntas docenas y docenas de especies de los géneros *Cosmarium*, *Closterium*, *Staurastrum*, y otros. Se trata de especies entre las que no se conocen, apenas cabe imaginar, diferencias ecológicas importantes, con necesidades semejantes y con mucha competencia entre sí, por lo que se esperaría que hubiese exclusión competitiva. Pero en el plancton raramente se llega muy lejos. La causa está probablemente en que los movimientos del agua colocan de forma sucesiva pequeños volúmenes en condiciones distintas, modificando continuamente las posiciones respectivas de los individuos y las condiciones para una posible competencia.

Por lo anterior, cabe preguntarse si el fitoplancton es realmente una comunidad. En primera instancia, si un ensamble es un agrupamiento reunido para un fin determinado, la condición mínima es que ninguno de los elementos del grupo resulte excluido, pues, de lo contrario, el producto final no sería el esperado. Este es el caso del fitoplancton, un grupo de especies paradójico, pues sus componentes están, la mayor parte del tiempo, en una condición de no-estado estable que impedirá la exclusión competitiva de alguno de ellos. Lo anterior significa que el ensamble fitoplanctónico es mantenido lejos del estado estable, debido a que el conjunto de requisitos necesarios para que esta condición se cumpla, y se alcance la exclusión competitiva, raramente se consiguen en situaciones naturales. Para que se dé un estado estable se requerirá un hábitat homogéneo y estabilidad ambiental. Se concluye entonces que si el agrupamiento fitoplanctónico sobrevive en condiciones de no-estado estable, muchas especies del mismo han de coexistir debido a la inestabilidad ambiental que previene la llegada a este estado.

Un *ensamble*, según Rojo y Cobelas (2003) es un grupo de poblaciones o especies de organismos similares (por ejemplo, taxones similares, como peces, ciliados cladóceros, copépodos, rotíferos o microalgas) que coexisten en un área definida. En consecuencia, las especies de un ensamble no interactúan hasta el punto de excluirse unas a otras. Una vez que la interacción comienza a cobrar importancia, el ensamble pasa a ser una comunidad. Por consiguiente, una *comunidad* es un ensamble interactivo de especies que ocurren juntas dentro de un área geográfica particular. Es una serie de especies cuya dinámica y función son interdependientes de alguna manera (Putnam, 1994). Este último autor, en aras de la precisión, define, además, lo que es una *asociación*, un término frecuentemente utilizado por los fitosociólogos: ensamble o agrupación de especies repetidamente encontrado en ciertas condiciones determinadas y que coexisten frecuentemente.

Según Hulburt (1970), la distancia a la que se extienden los efectos de una célula algal planctónica que absorbe elementos nutritivos es tan pequeña que la superposición de dichas zonas correspondientes a células contiguas, es decir, el comienzo de aquella situación en que unas células quitan el alimento a otras, no aparecería más que a densidades de 300.000 células por mililitro. Si fuera así, la competencia directa tendría un papel insignificante en la regulación de las poblaciones pelágicas. Probablemente esta imagen no es muy correcta, porque lo que se debate es la supervivencia de poblaciones, con unas determinadas propiedades en cuanto a la utilización de los nutrientes del medio. Tal vez el enfoque más instructivo consista en comparar las distintas especies que compiten, con los participantes en un juego donde los jugadores disponen de la misma cantidad inicial de dinero y abandonan la partida al perderlo todo. La situación final más probable es que quede un solo jugador en cada mesa de juego, lo mismo que en la competencia perfecta. Todo el juego se desarrollaría en una caja negra, como lo especifica la teoría del equilibrio en la que el principio de exclusión competitiva desempeña un importante papel. El caso varía si complicamos el modelo, haciendo que cada jugador intervenga simultáneamente en varias partidas que se desarrollan en otras tantas mesas. Cada mesa sería un "parche" y los jugadores podrían deambular entre uno u otro parche, ajustándose a lo que postula la teoría del no-equilibrio: coexistencia en lugar de exclusión. Así ocurre en el plancton, en que en virtud de los movimientos del agua, los jugadores (las especies) no tienen relaciones fijas entre sí. Es fácil demostrar que un sistema de este tipo persiste más tiempo con un mayor número de jugadores y es posible construir modelos de persistencia indefinida. La alta diversidad del plancton, especialmente en aguas agitadas, se revela con claridad en los espectros de diversidad (Margalef, 1974).

Los grupos fitoplanctónicos principales presentes en el agua dulce comprenden dos reinos: el *procariota* y el *eucariota*. En el primero de ellos figura la división Cianoprocariota; en el segundo se incluyen las siguientes divisiones: Chlorophyta, Chrysophyta, Euglenophyta, Pyrrophyta y Cryptophyta. A continuación se hará una breve descripción de cada una de las divisiones citadas.

Reino procariota

División Cianoprocariota

Es conocida también con los nombres de Myxophyta, Schizophyta, Cianophyta, Cianobacteria, Nostocophyta (tentativa de nombre

tipificado otorgado con base en el género *Nostoc*). Más recientemente, en 1999, el checo Jiri Komarek y el griego Konstantino Anagnostidis propusieron el nombre *Cianoprocariota*. Su nombre común es algas verdeazules o azul verdosas. Entre sus pigmentos figuran clorofila *a*, carotenoides y ficobiliproteínas (C-ficocianina, aloficocianina, C-ficoeritrina, ficoeritrocianina); pueden considerarse como poseedoras de un amplio rango de tolerancia a muchos factores, lo que les permite adaptarse a condiciones difíciles. A causa de lo anterior, pueden distribuirse en todos los biotopos del ecosistema lacustre (interfase aire-agua, toda la columna de agua, el sedimento, etc.), ya que poseen adaptación cromática, la cual les permite adoptar un color aproximadamente complementario al de la luz disponible, lo que conduce a un mejor aprovechamiento de esta.

Las cianoprocariotas se desarrollan tanto en agua dulce como en agua marina, aunque están menos representadas en este último medio. Se presentan en esta división formas unicelulares y pluricelulares, predominando en estas últimas las formas filamentosas. Su reproducción es asexual, por hormogonios, esporas y aquinetos.

Abundan en los meses más calientes del año y en aguas de pH neutro o ligeramente básico, pero las pertenecientes a la familia Clorococaceae están en aguas ácidas (pH = 4 a 5). Se presentan también en aguas termales de hasta 85 °C.

Se consideran formas muy primitivas, existentes ya en el precámbrico. Se presentan fundamentalmente cuando las condiciones ambientales se desvían de manera notable de las condiciones habituales y puede considerarse que todo cambio en la relación nitrógeno-fósforo acaba manifestándose en un avance o en un retroceso en el desarrollo de las algas verdeazules. Si la relación se desarrolla a favor del fósforo, se presentarán cianofíceas que incorporarán nitrógeno al ecosistema. A causa de esta última propiedad se consideran de gran importancia en la productividad del ecosistema acuático. El nitrógeno molecular (N_2) es fijado generalmente por células modificadas denominadas *heterocitos*, presentes principalmente en algas verdeazules del orden Nostocales, aunque también puede ser fijado por cianofíceas carentes de heterocitos. La fijación de N requiere la enzima nitrogenasa, la cual, a su vez, necesita como cofactor el cobalto.

Algunos representantes producen toxinas que causan síntomas de intoxicación en el ganado, diarreas en el hombre y muerte de otras algas, invertebrados planctónicos, peces y aves. Las toxinas son generalmente alcaloides (neurotoxinas) y glicopéptidos (hepatotoxinas). Las primeras producen bloqueo neuromuscular y efecto rápido, pues paralizan los músculos esquelético y respiratorio; son producidas por *Anabaena* spp. y *Aphanizomenon* spp. Por su parte, las hepatotoxinas ocasionan necrosis del hígado, muerte por hemorragia y son de acción más lenta; las producen *Microcystis*, *Nodularia*, *Raphidiopsis* y *Anabaena*, entre otras.

Microcystis produce microcistina; su dosis mínima para matar es 0,5 mg de toxina por kg de peso. *Aphanizomenon flos-aquae* produce saxitoxina y tres toxinas relacionadas; la dosis letal es 10 µg por kg. *Anabaena flos-aquae* origina cuatro anatoxinas de tipo alcaloide (A, B, C y D).

Algunas cianoprocariotas originan antibióticos, por ejemplo, *Nostoc* (bacteriocinas) y *Scytonema hofmanni* (cianobacterina). Cuando disminuye el hierro soluble en el ambiente, algunas algas verdeazules producen queladores solubilizantes (sideróforos) que lo solubilizan. Algunas son usadas como alimento, destacando entre ellas los géneros *Spirulina*, *Nostoc* y *Chroococcus*.

Los géneros más comunes hallados en Colombia corresponden a *Oscillatoria*, *Anabaena*, *Chroococcus*, *Coelosphaerium* (igual a *Woronichinia*), *Microcystis*, *Synechococcus*, *Gomphosphaeria*, *Merismopedia*, *Spirulina*, *Nostoc*, *Pseudoanabaena*, *Hapalosiphon*, *Chamaesiphon*, *Borzia*, *Raphidiopsis* y *Cyanocatena*. Este ultimo género se ha encontrado sólo en la laguna del Parque Norte de Medellín y es considerado primer reporte en Suramérica con una nueva especie para la ciencia: *Cyanocatena bicudoi* (Ramírez, 1987) (véase figura 14.2).

Reino eucariota

División Chlorophyta

Se denominan *algas verdes*. Poseen principalmente clorofilas *a* y *b* que enmascaran los carotenos y xantofilas y almacenan almidón en pirenoides. Al igual que las cianoprocariotas, se desarrollan bajo una variada gama de condiciones, por lo que muchas de ellas han sido utilizadas como indicadores de contaminación. Es el grupo más diversificado en las aguas dulces, pero también con abundante número de representantes tanto en estuarios como en el mar (véase figura 14.2).

La división constituye un grupo muy amplio y variado de algas unicelulares, de vida colonial y filamentosa. La organización colonial varía desde formas que originan asociaciones laxas como *Ankistrodesmus*, hasta formas fuertemente asociadas a manera de cenobios, como ocurre en el género *Scenedesmus*. En agua dulce son típicas las formas coloniales con células que yacen dentro de una matriz mucilaginosa (*Volvox*, *Dictosphaerium*, *Eudorina*). Existen tres grupos principales en el agua dulce, los cuales, según Hutchinson (1957), se dividen en:

1. *Miembros planctónicos:* conformados por los órdenes Volvocales y Clorococales que abundan preferencialmente en lagunas o en pequeños lagos productivos. Algunos de ellos son heterótrofos facultativos.

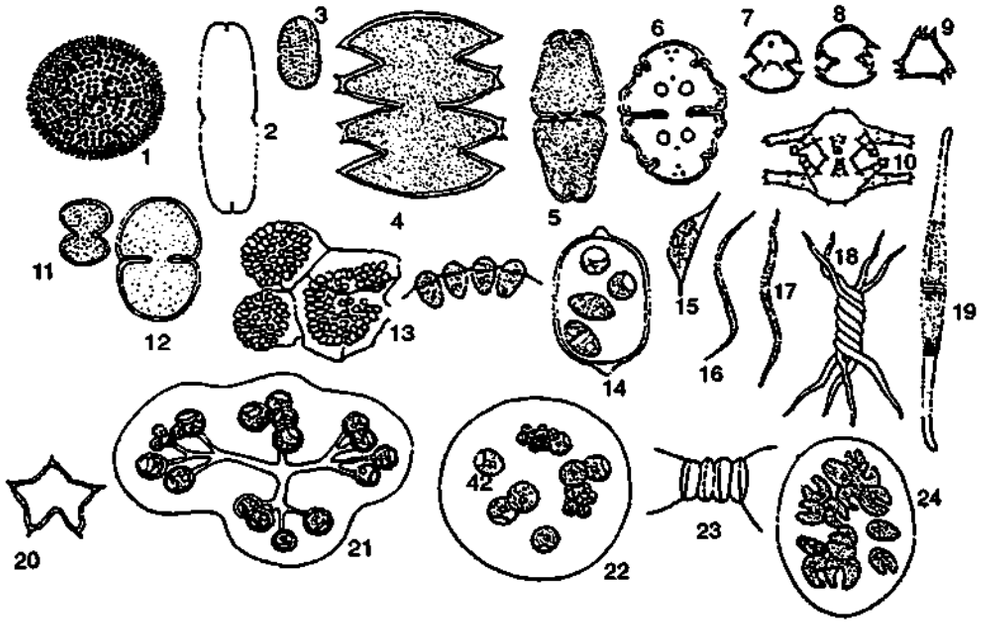


Figura 14.2 Algunos géneros fitoplanctónicos de algas. 1. *Volvox*; 2. *Tetmemorus*; 3. *Penium*; 4. *Micrasterias laticeps*; 5, 6. *Euastrum*; 7. *Staurodesmus dickiei*; 8. *Staurastrum trifidum* (vista apical); 9. *Staurastrum trifidum*; 10. *Staurastrum rotula*; 11 y 12. *Cosmarium*; 13. *Botryococcus braunii*; 14. *Oocystis*; 15. *Keratococcus*; 16 y 17. *Ankistrodesmus falcatus*; 18. *A. spiralis*; 19. *Closterium setaceum*; 20. *Tetraedron caudatum*; 21. *Dictyosphaerium pulchellum*; 22. *Sphaerocystis schroetei*; 23. *Scenedesmus quadricauda*; 24. *Kirchneriella lunaris*.

Fuente: tomada de Bicudo y Bicudo (1970).

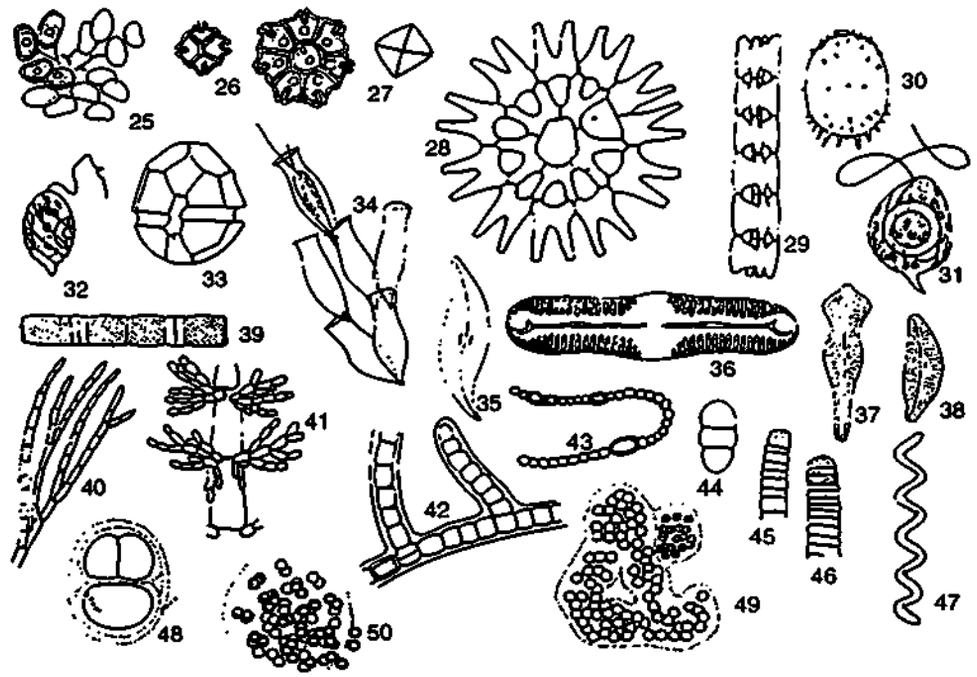


Figura 14.2 (continuación)
25. *Dimorphococcus lunatus;* 26. *Pediastrum tetras;* 27. *Crucigenia tetrapedia;* 28. *P. duplex;* 29. *Desmidium baileyi;* 30. *Trachelomonas superba;* 31. *Phacus;* 32. *Lepocinclis;* 33. *Peridinium;* 34. *Dinobryon;* 35. *Pleurosigma;* 36. *Pinnularia;* 37. *Gomphonema;* 38. *Pleurosigma;* 39. *Aulacoseira;* 40. *Audouinella;* 41. *Batrachospermum;* 42. *Hapalosiphon;* 43. *Anabaena;* 44. *Borzia;* 45, 46. *Oscillatoria;* 47. *Spirulina;* 48. *Chroococcus turgidus;* 49. *Microcystis aeruginosa;* 50. *Aphanocapsa.*

2. *Botryococcus:* abundante en condiciones muy variadas, por lo que resulta difícil determinarlo ecológicamente. Parece ser un fotótrofo que no requiere ningún tipo de vitaminas para su crecimiento. Prueba de su condición eurioica es que accidentalmente, en 1991, fue traslada en los implementos de muestreo desde el embalse La Fe hacia la laguna del Parque Norte. Ambos sistemas difieren enormemente en sus condiciones ecológicas: el primer cuerpo de agua se halla a 2.100 msnm, el segundo a 1.500; la conductividad del primero es 30 μScm^{-1}, la del segundo oscila entre 1.500 y 2.000 μScm^{-1}; en el embalse La Fe la alcalinidad es de 10 $mgCaCO_3L^{-1}$, en la laguna del Parque Norte se han registrado valores hasta 250 $mgCaCO_3L^{-1}$; el primer sistema está estratificado casi permanentemente, el segundo es polimíctico. A pesar de ello, el alga verdeazul *Microcystis* cf. *aeruginosa* que presentaba *blooms* periódicos en la laguna mencionada fue sustituida completamente por *Botryococcus braunii*, hasta el punto de que, hasta el momento, no volvió a aparecer en este cuerpo de agua (Ramírez y Corbacho, 2004).

3. *Desmidiaceae*: pertenecientes al orden Conjugales. Se desarrollan en aguas ácidas, bajas en calcio y magnesio, pero algunos géneros, como *Staurastrum*, pueden dominar en el plancton de aguas duras y productivas y en las colas de los embalses (Márquez y Guillot, 1987; Ramírez *et al.*, 2000).

División Chrysophyta

Se denominan también *algas pantoamarillentas* o *pardodoradas*. Contienen clorofilas *a* y *c*, caroteno α y β y algunas xantofilas. Pueden ser células desnudas o con pared celular péctica y a veces impregnada de silicatos. Nunca almacenan almidón. En agua dulce, y considerando el sistema de clasificación propuesto por Bold y Wynne (1985), existen tres clases de las cinco que presenta esta división:

La clase Chrysophyceae de esta división posee gran variedad de formas flageladas que pueden ser solitarias o vivir en colonias y muy rara vez son filamentosas. Las formas planctónicas más importantes se agrupan en los órdenes Ochromonadales (Chrysomonadales) y Chromulinales. Para Colombia se han reportado hasta ahora *Dinobryon*, *Phalansterium*, *Mallomonas*, entre otras (véase figura 14.2). Las crisofíceas, en general, se relacionan con aguas pobres en nutrientes y algunas especies como *Dinobryon* crecen aun en concentraciones muy bajas de fósforo soluble (<20 μgL^{-1}). En algunas formas la nutrición es holozoica. En su mayor parte viven en aguas oligotróficas. Se reproducen asexualmente por división longitudinal o por quistes silíceos; sexualmente por isogamia, aunque esta forma de reproducción es poco frecuente.

Las Bacillariophyceae (véase figura 14.2) se denominan comúnmente *diatomeas*. Se trata de una clase ampliamente diversificada tanto en aguas dulces como salobres y marinas. Poseen uno o dos cloroplastos lobulados o muchos discoides de colores que varían desde el pardo dorado, en las formas planctónicas, hasta el pardo oscuro, en las formas sésiles. Esta coloración se debe al enmascaramiento de las xantofilas presentes sobre las clorofilas. Esta clase comprende formas unicelulares y coloniales, desprovistas de flagelos. Poseen una pared celular rígida impregnada de silíce, llamada *frústulo*, la cual consta de dos partes (valvas) con una (epiteca) yaciendo sobre la otra (hipoteca) en la región del cíngulo o banda de conexión. El frústulo posee poros muy finos ordenados en patrones característicos. Cuando la célula se coloca en el microscopio, con el lado valvar hacia arriba, se dice que está en posición valvar. Cuando es el cíngulo el que está arriba, se dice que está en posición singulal, lateral o pleural.

Esta clase comprende dos grandes órdenes, uno de ellos de frústulos con forma elíptica redondeada, con simetría radial en vista valvar y que pueden llegar a formar filamentos. Este es el orden Biddulphiales o Centrales. Algunos ejemplos son *Cyclotella* y *Aulacoseira*. El otro orden es el de las Bacillariales o Pennales, de forma alargada, con simetría bilateral, aunque pueden ser asimétricas en vista valvar. En las valvas de las diatomeas pertenecientes a este orden, se puede presentar una hendidura longitudinal o no presentarse, que puede ser recta, sigmoidal u ondulada, denominada *rafe*, la cual permite la locomoción, sobre todo en las formas bentónicas. El rafe puede situarse en una o ambas valvas, en este caso se consideran *rafidales* (monorrafidales, birrafidales), o no estar presente, en cuyo caso se denominarán *arrafidales*. Esta locomoción ocurre por el sistema de corrientes citoplasmáticas. Las Pennales son más abundantes en el fitoplancton de agua dulce que las Centrales. A este orden pertenecen *Nitzchia*, *Navicula*, *Fragillaria*, *Tabellaria*, *Cymbella*, *Asterionella*, *Synedra*, *Diatoma*, *Gomphonema*, *Eunotia* y *Gyrosigma*, entre muchos otros géneros.

El desarrollo de las diatomeas elimina el sílice soluble reactivo, en la forma $Si(OH)_4$, de la zona fótica, el cual se acumula en las capas más profundas con las diatomeas que se sedimentan. Pueden reproducirse vegetativamente o por división celular, o sexualmente mediante auxosporas. Sus productos de asimilación son crisosa y lípidos.

La otra clase de la división Chrysophyta son las Xantophyceaee, denominadas también *heterocontas*. Se caracterizan por su color verde amarillento, ya que tiene mayor proporción de carotenoides que las clorofilas *a* y *c*. Almacenan lípidos como sustancias de reserva. Su hábito de vida puede ser colonial y filamentoso. Al igual que las diatomeas, las xantofíceas pueden tener silicatos en la pared celular. En Colombia han sido reportados los

géneros *Centritractus*, *Tribonema* y *Pseudostaurastrum*, entre otros (véase figura 14.2).

División Euglenophyta

Son organismos flagelados, desnudos y grandes. El número de flagelos puede variar de uno a tres, siendo generalmente dos, uno mayor y más visible que el otro. Poseen clorofilas *a* y *b*, β-carotenos y xantofilas. Predominan generalmente en agua dulce, aunque también pueden hallarse en estuarios. Existen algunas formas incoloras heterótrofas. La sustancia de reserva es el paramilon, presente en cuerpos separados dentro de la célula.

Los Euglenophyta son abundantes en charcas y lagunas temporales con alta concentración de materia orgánica. Son poco importantes en la mayoría de los lagos, con excepción de *Trachelomonas* y *Euglena*. Su reproducción es asexual y se lleva a cabo por fisión binaria longitudinal.

En Colombia son conocidas varias especies de los géneros *Euglena*, *Phacus*, *Lepocinclis*, *Trachelomonas* y *Strombomonas* (véase figura 14.2).

División Pyrrophyta

En esta división es muy importante la clase Dinophyceae, la cual se encuentra ampliamente distribuida en aguas dulces, marinas y estuarinas. En general, son unicelulares y autotróficas. Los pigmentos fotosintéticos son clorofilas *a* y *c* y carotenos. El color de los plastidios es pardo o amarillo y almacenan almidón y grasas.

Las células presentan dos flagelos, uno de ellos longitudinal, colocado en una fisura denominada *sulco*, y otro transversal, que yace en un surco conocido como *cíngulo*. Uno de los flagelos impulsa el organismo hacia adelante y el otro sirve para producir movimiento rotatorio.

En muchas especies la pared celular está formada por un gran número de placas celulósicas que conforman la *teca* donde está contenido el organismo y cuyo número y coloración reviste importancia para la identificación del mismo. La reproducción asexual se lleva a cabo por fisión binaria, y sexualmente por conjugación de aplanogametos o mediante zoogametos. En Colombia son ampliamente conocidos los géneros *Peridinium* y *Ceratium* (véase figura 14.2).

División Cryptophyta

Son organismos unicelulares con un par de flagelos desiguales. La célula presenta cloroplastos de colores variados, desde verdes hasta pardos y aun rojos y verdeazules. No crean colonias y tienen una forma comprimida dorsoventralmente. Entre sus pigmentos figuran clorofilas *a* y *c*, carotenos, ficocianina y ficoeritrina. Almacenan principalmente almidón contenido en pirenoides. Se reproducen solo asexualmente, por fisión binaria longitudinal. En Colombia se registran los géneros *Crytomonas*, *Rhodomonas* y *Chillomonas* (véase figura 14.2).

La recopilación de Duque (1996) registró, para Colombia, 1.314 taxones algales repartidos en los niveles específico e infraespecífico. Los grupos mejor representados hasta ese momento eran las desmidiáceas (575 taxones) y las diatomeas (299 registros). Por su parte, las clorofíceas presentaron 179 taxones; las cianoprocariotas 121 registros; las euglenofíceas, 92; las crisofíceas, 34; las xantofíceas, 12; y las dinofíceas, 1. Estas cantidades deben haberse incrementado sustancialmente, pues el fitoplancton es uno de los grupos más abordados en los estudios limnológicos en Colombia.

El fitoplancton como indicador

Entre los indicadores biológicos comúnmente utilizados en la clasificación de los lagos de zonas templadas se destacan los representantes del fitoplancton. En dicha región, estos organismos están fuertemente ligados a las condiciones ambientales reinantes en cada tipo de lago. De esta forma, en lagos oligotróficos predominan las crisofíceas, dinofíceas y bacilariofíceas; mientras que en los eutróficos se presentan las cianofíceas, clorofíceas y euglenofíceas. Para los lagos tropicales, las investigaciones de esta naturaleza se encuentran en sus comienzos; se ha observado en muchos casos que los diferentes grupos de algas se distribuyen independientemente de las condiciones tróficas de estos ambientes (Esteves, 1988, 1998). Por eso, es necesario profundizar en este campo, para establecer indicadores claros de estado trófico, con base en los principios ya establecidos para regiones templadas.

Para estas zonas son conocidos principalmente los índices de Nygaard (1949) y el índice biótico de Palmer (1969). Este último se denomina *índice de polución orgánica* (OPI) y tiene dos derivaciones: una para géneros y otra para especies. En nuestro caso, y dado el estado incipiente del conocimiento del fitoplancton, es quizá más importante el OPI a nivel de géneros. Este índice considera 20 de las algas más tolerantes, las cuales Palmer derivó de los registros obtenidos de la literatura; además, toma en cuenta que un alga es registrada como presente si tiene una densidad mayor que 50 organismos mL^{-1}. El índice es la suma de los registros de algas presentes; por tanto, se expresa como:

$$\text{OPI} = \sum_{i=1}^{20} \text{valor del índice para cada género.}$$

Si el OPI da un valor de 20, se considera que existe una alta contaminación orgánica. Los valores designados por Palmer a cada uno de los respectivos géneros aparecen en la tabla 14.2.

Nygaard (1949) desarrolló cinco índices y para ello asumió que Cyanophyta, Euglenophyta, las diatomeas céntricas y los miembros de las clorococales se hallan en aguas eutróficas, mientras que las desmidiáceas y muchas diatomeas pennales no pueden tolerar niveles altos de nutrientes y, por ello, son consideradas como de aguas oligotróficas. Si el numerador o el denominador de un índice es 0, no puede usarse. Los índices propuestos por Nygaard (1949) son:

Tabla 14.2 Valor indicador por género para el cálculo del índice de polución orgánica (OPI)

Género	*Valor*
Euglena y *Oscillatoria*	5
Chlamydomonas y *Scenedesmus*	4
Chlorella, *Navicula* y *Nitzschia*	3
Ankistrodesmus, *Phacus*, *Stigeoclonium* y *Synedra*	2
Aphanocapsa, *Closterium*, *Cyclotella*, *Gomphonema* *Lepocynclis*, *Aulacoseira*, *Micractinium*, *Pandorina* y *Phormidium*	1

- para cianoprocariotas = n.° de cianoprocariotas / n.° desmidiáceas;
- para clorofíceas = n.° de clorococales / n.° de desmidiáceas;
- para diatomeas = n.° de diatomeas centrales / n.° de diatomeas pennales;
- para euglenofitas = n.° de euglenofitas / n.° cianoprocariotas + n.° de clorococales;
- índice compuesto = n.° de cianoprocariotas + clorococales + diatomeas / n.° de desmidiáceas.

No se refiere a la riqueza de cada uno de los grupos mencionados, es decir, al número de taxones de cada uno de ellos en la muestra en cuestión.

De los índices propuestos por Nygaard, los más usados son el de clorofíceas, el de diatomeas y el compuesto. Si el índice de clorofíceas da un valor menor que 1, entonces se trata de un lago oligotrófico, mientras que si es mayor que 1, el lago es eutrófico. En lo referente al índice de diatomeas, si el resultado varía de 0,0 a 0,2 el lago es oligotrófico y si va de 0,2 a 3,0 es eutrófico. Para el índice compuesto, si el valor es menor que 1, el lago es oligotrófico; si va de 1,0 a 2,5 es mesotrófico, y si es mayor que 2,5, el lago es eutrófico (Esteves, 1988; 1998).

Aunque estos índices se consideran de aplicación universal, en los trópicos sus resultados deben considerarse con precaución, ya que en bajas latitudes las diatomeas centrales

son relativamente más abundantes que las pennales, sin que ello signifique que el lago sea oligotrófico. Además, las algas verdeazules son, generalmente, más abundantes en los lagos tropicales (González, 1988).

En Colombia, estos índices han sido utilizados por varios investigadores con una precisión relativamente adecuada en lo que se refiere a bioindicación. Por ello, es importante reflexionar claramente acerca de si es necesario crear más índices o modificar los existentes para otras latitudes y adaptarlos a la zona tropical.

La utilización de especies fitoplanctónicas para caracterizar ecosistemas lacustres, al igual que la que use cualquier tipo de organismo, debe hacerse solamente a partir de estudios a largo plazo, pues las evaluaciones hechas con base en muestreos esporádicos pueden conducir a conclusiones falsas.

Para caracterizar cuerpos de agua lenníticos, Reynolds (1997) propone usar asociaciones fitoplanctónicas, las cuales se basan en las propuestas inicialmente por Hutchinson (1967). Estas asociaciones se identifican mediante códigos alfanuméricos, han sido ampliadas con base en las investigaciones de Reynolds, complementadas con contribuciones de este mismo y otros autores, y cobijan un amplio espectro de lagos, como puede observarse en la tabla 14.3. En zonas tropicales debe aplicarse con cautela hasta tanto no se corrobore su poder indicador. Sin embargo, en los pocos trabajos realizados sobre el tema en Colombia, en muchos casos, las asociaciones propuestas por Reynolds son válidas.

Determinación de biomasa y producción

La producción primaria es una medida que indica la tasa de incorporación del carbono inorgánico durante la fotosíntesis por parte del fitoplancton. Dicha medida es útil para determinar los efectos de los contaminantes y los nutrientes en la comunidad acuática.

Dado que se trata de una tasa, puede definirse como la cantidad de biomasa que se forma en un período determinado. Si la biomasa se genera por fotosíntesis, se habla de producción primaria, la cual puede dividirse en:

- *Producción primaria bruta (PPB):* cantidad de biomasa total ganada que incluye las pérdidas ocasionadas principalmente por respiración durante un período determinado.
- *Producción primaria neta (PPN):* biomasa menos la pérdida por respiración en un intervalo de tiempo.

Se han usado varios métodos para medir la producción primaria del fitoplancton, entre los que se destacan: el del oxígeno de Gaarder y Gran (1927) y el del carbono 14 (^{14}C) de Steeman-Nielsen (1952). Ambos métodos se basan en la medición de la fotosíntesis en un pequeño volumen de agua (100 a 300 mL), encerrado en frascos que se sumergen durante cierto tiempo a la profundidad de la cual fue extraída la muestra de agua. Como controles se usan frascos oscuros donde no ocurre fotosíntesis. Cada uno de ellos tiene ventajas y limitaciones, por lo cual la selección debe hacerse teniendo en cuenta las condiciones particulares del caso (González, 1988).

Método del oxígeno

Se parte de la medición de la concentración inicial (C_1) de oxígeno disuelto. Al final del período de incubación, que según algunos autores debe ser lo más corto posible (entre 2 y 4 horas), se mide la concentración de oxígeno en el frasco oscuro (C_2) y en el frasco claro (C_3). En C_2 debe producirse una disminución con respecto a C_1, que corresponde al oxígeno consumido por la respiración de los organismos vivos, y en C_3 debe obtenerse un aumento correspondiente a la cantidad de oxígeno producido en la fotosíntesis, menos el consumido por la respiración. Restando $C_1 - C_2$ se puede estimar el consumo respiratorio en el tiempo de incubación. La diferencia $C_3 - C_1$ corresponde a la fotosíntesis neta *(producción neta)* y si a ella se le adiciona la pérdida respiratoria $(C_3 - C_1) + (C_1 - C_2)$, se obtendrá la fotosíntesis

Tabla 14.3 Resumen de las asociaciones planteadas por Reynolds (1997) para fitoplancton de agua dulce y los hábitats en que se presentan

Código	*Representantes típicos*	*Bioindicación trófica*
A	*Urosolenia, Cyclotella comensis, C. comta*	Lagos oligotróficos de zona templada
B	*Asterionella, Aulacoseira italica, C. meneghiniana*	Lagos oligotróficos en primavera
C	*Asterionella, Stephanodiscus rotula, Aulacoseira ambigua*	Lagos altamente productivos en primavera
D	*Stephanodiscus hantzschii, S. tenuis, Nitzschi acicularis, Synedra acus*	Cuerpos de agua rasos e hipereutróficos
E	*Dinobryon, Mallomonas, Chrysosphaerella.*	Lagos mesotróficos de aguas blandas
F	*Sphaerocystis, Kirchneriella, Radiococcus, Sphaerocystis, Gloeocystis, Botryococcus, Gemellicystis, Plantosphaeria gelatinosa, Eutetramorus fotii, E. planctonicus*	Lagos claros, mezclados, oligotróficos
G	*Eudorina, Pandorina, Volvox*	Lagos rasos pequeños, estratificados o no; ligeramente alcalinos
H	*Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp., *Anabaenopsis*	Lagos con buenas concentraciones de nutrients, calentamiento superficial fuerte y buenos niveles de luz limitados o no por nitrógeno
J	*Pediastrum, Scenedesmus, Oocystis borgei, O. lacustris, Actinastrum, Ankistrodesmus, Coelastrum reticulatum, C. microporum, Crucigenia, Tetraëdron, Lagerheimia, Tetrastrum, Dictyosphaerium*	Lagos y lagunas rasos, ricos en nutrientes; ocasionalmente en la superficie de lagos estratificados. También en ríos de flujo lento
K	*Aphanocapsa, Aphanothece*	Lagos rasos no permanentes (intermitentes) y ricos en nutrientes
L_O	*Ceratium hirundinella, C. furcoides, Peridinium inconspicuum, Gymnodinium, Gomphosphaeria, Merismopedia tenuissima, M. punctata, Woronichinia.*	Lagos fuertemente estratificados, pH levemente ácido, con concentraciones disminuidas de nutrientes en superficie; lagos mesotróficos
L_M	*Ceratium* spp., *Peridinium willei, P. cinctum, Microcystis*	Lagos mesotróficos a eutróficos, estratificación fuerte
M	*Microcystis*	Lagos rasos, estratificados diariamente; en bajas latitudes
N	*Asterionella, Cosmarium, Tabellaria*	Lagos oligotróficos a mesotróficos

Tabla 14.3 (continuación)

Código	*Representantes típicos*	*Bioindicación trófica*
P	*Staurastrum (S. chaetoceros, S. pingüe, S. planctonicum), Asterionella* y *Fragilaria, Closterium gracile, Aulacoseira granulata*	Lagos eutróficos de zona templada. La asociación *A. Granulata-Saturastrum* reportada en lagos de África y Sur América se ubica también en este código. *A. granulata* es común en lagos tropicales y subtropicales
R	*Planktothrix rubescens, P. mougeotii*	Metalimnion de lagos establemente estratificados
S	*Planktothrix agardhii, P. redekei, Pseudanabaena limnetica, Limnothrix redekei, Lyngbya, Phormidium, Oscillatoria, Tychonema, Spirulina, Arthrospira*	Lagos fríos, profundos y bien mezclados. Especies adaptadas a bajas entradas de energía radiante. *Arthrospira* y *Spirulina* en lagos de bajas latitudes
S_N*	*Cylindrospermopsis*	Dominan en embalses y lagos de latitudes bajas, bien mezclados y enriquecidos
T	*Geminella, Gloeotilopsis, Mougeotia, Binuclearia, Tribonema, Planctonema, Sphaerozosma, Mougeotia, Oedogonium, Planctonema*	Lagos mezclados y con poca penetración de luz
U	*Uroglena*	Lagos mesotróficos de aguas blandas.
V	Fotobacterias *(Chromatium, Thiocapsa, Cholrobium, Clathrochloris, Pelodictyon)*	Restrictas a gradientes de luz en el redoxclino, precedido de un período de estabilidad térmica alta
W	*Euglena, Synura, Gonium, Lepocinelis salina*	Lagos mesotróficos de aguas blandas
X_1	*Chlorella, Ankyra, Monoraphidium, Schroederia setigera*	Lagos eutróficos; pertenecen al nanoplancton eutrófico.
X_2	*Rhodomonas, Chlamydomonas, Chrysochromulina*	Lagos con aguas estancadas bajo el hielo. También en aguas enriquecidas
X_3	*Koliella, Chrysococcus, Chromulina*	Lagos oligotróficos
Y	*Cryptomonas, Chilomonas, Rhodomonas, Chroomonas*	Grupo casi ubicuo; por ello, adaptados a aguas moderadamente enriquecidas, aguas mesotróficas y eutróficas
Z	*Synechococcus,Synechocystis* spp., *Chlorella minutissima, Chloromonas*	Lagos oligotróficos grandes y claros

* S_N es un grupo creado por Padisak y Reynolds (1998) cuya ecología difiere profundamente de los fijadores de nitrógeno del grupo H. Por eso aquí está *Cylindrospermopsis* que saldría del grupo H.

bruta *(producción bruta)*. Los resultados pueden expresarse en miligramos de O_2 $m^{-3}h^{-1}$. Existen diferentes factores y procedimientos para convertir esta unidad a miligramos de $Cm^{-3}h^{-1}$ (Ramírez, 1991*b*) (véase figura 14.3). Algunos valores obtenidos con este método se citan en la tabla 14.4.

Método del ^{14}C

Es más exacto que el del oxígeno; su sensibilidad oscila entre 50 y 100 veces más y está en el orden de 0,1 a 1,0 $mgCm^{-3}día^{-1}$. Por ello, es un método óptimo para sistemas oligotróficos, donde el método del oxígeno tiene desventajas. Sin embargo, requiere métodos más sofisticados y costos mayores. Hasta ahora no se ha publicado ningún trabajo que registre su uso en aguas dulces colombianas.

El método en sí consiste en la fijación in situ de CO_2 marcado durante la fotosíntesis. Los frascos experimentales, dos claros y uno oscuro, a los que se agrega una cantidad determinada de bicarbonato marcado ($NaH^{14}CO_3$) (generalmente 4 μC_i de ^{14}C, pero en ambientes muy oligotrópicos se adicionan 8-10 μC_i), son suspendidos en el lago a la misma profundidad de la cual fueron extraídos.

Los principales datos que deben ser utilizados para calcular la fijación del ^{14}C y para su transformación en $mgCm^{-3}h^{-1}$ son los siguientes:

1. Cantidad de ^{14}C adicionada.
2. Cantidad de ^{14}C asimilada (se mide en un contador de centelleo líquido). La actividad del ^{14}C asimilado en relación con el ^{14}C adicionado tiene la misma proporción que el ^{12}C asimilado o el ^{12}C disponible, es decir:

$$\frac{^{12}C \text{ asimilado}}{^{14}C \text{ asimilado}} = \frac{^{12}C \text{ disponible}}{^{14}C \text{ disponible}}.$$

3. La concentración de ^{12}C en el agua (medida a partir de temperatura, conductividad, alcalinidad y pH). Se usa para determinar la tasa absoluta de fijación de CO_2 al multiplicar las cuentas por minuto (CPM) corregidas por la concentración de carbono inorgánico total (CIT) en las muestras.

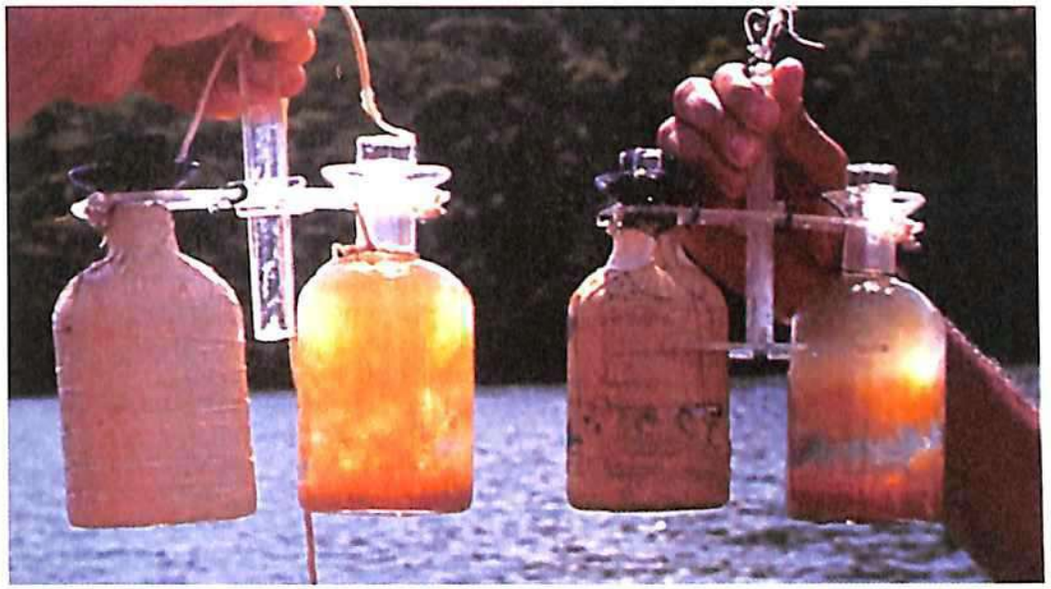


Figura 14.3 Medición de la producción primaria por el método del oxígeno

Tabla 14.4 Valores de producción primaria bruta en algunos sistemas acuáticos lenníticos colombianos

Sistema	*Producción primaria bruta (mgC $m^{-2}h)^{-1}$*	*Fuente*
Laguna del Parque Norte	419,8	Ramírez (datos sin publicar)
Laguna de Los Tunjos	10	Gaviria (1991)
Embalse de Chisacá	90	Gaviria (1991)
Embalse La Regadera	112	Arboleda y Ramírez (2002)
Laguna Francisco José de Caldas	119,3	Ramírez y Alcaraz (2002)
Laguna del Parque Norte	359,8	Ramírez (1989, datos sin publicar)
Valor medio	185,15	
Coeficiente de variación	88,7	

Fuente: tomada de Ramírez y Alcaraz (2002).

4. Tiempo de incubación (3-4 horas). Después de 4 horas de incubación, el ^{14}C fijado comienza a ser reciclado por respiración y excreción del ensamble fitoplanctónico (Tundisi, 1984).

5. Proporción de volumen de agua incubado en el frasco en relación con el volumen de agua filtrado.

6. Corrección para discriminación isotópica. Este factor, que resulta de la relación entre las tasas de asimilación de ^{14}C comparada con la de ^{12}C, es de aproximadamente el 6%. Por ello, las CPM medidas en las muestras deben multiplicarse por 1,06, para tener en cuenta este factor de discriminación. Algunos autores usan 1,05 y consideran el factor entre las tasas de asimilación como el 5%.

La fórmula usada para el cálculo es la siguiente:

$$mgCm^{-3}h^{-1} = \frac{CPM_{(C)} - CPM_{(O)} \times I_f \times CIT \times V_{(b)} \times 10^3}{C_{(e)} \times A \times \Delta t \times V_f}.$$

donde:

$CPM_{(C)}$ son las cuentas o desintegraciones por minuto en la botella clara.

$CPM_{(O)}$ corresponde a cuentas o desintegraciones por minuto en la botella oscura.

I_f es el factor de discriminación isotópica = 1,06.

CIT, concentración de carbono inorgánico total (para su cálculo véase capítulo 10).

$V_{(b)}$ es el volumen de la botella.

V_f es el volumen de agua filtrado.

$C_{(e)}$ es la eficiencia del conteo. Se calcula usando la diferencia en CPM antes y después de la adición del estándar interno (generalmente tolueno marcado).

A es la cantidad de μC_i agregados por $2{,}2 \times 10^6$.

Δt es el tiempo de incubación de las botellas.

10^3 es el factor de corrección de litros a metros cúbicos.

Para calcular la producción diaria se multiplica el total de carbono fijado durante el período de incubación por la radiación incidente integrada (desde la salida hasta la puesta del Sol) y se divide por la radiación integrada durante el período de incubación (Osmund y Helbling, 1995).

Para obtener la cantidad de radiactividad incorporada al fitoplancton, una vez transcurrido el período de incubación, la muestra se pasa a través de un filtro de membrana, generalmente de 0,45 μm, con el fin de retenerlo, y luego del tratamiento necesario se mide su actividad. Cuando se comparan diferentes lagos, es recomendable convertir la producción primaria en medidas de producción total por metro cuadrado, desde la superficie hasta el nivel de compensación, integrando el perfil por análisis en computador, por planimetría o por el método de los trapecios (González, 1988).

La producción, en términos de eficiencia fotosintética como la entiende Margalef (1974, 1983), se denomina *productividad (P), tasa de asimilación* o *número de asimilación*, y representa una variable de entrada que se revierte como biomasa *(B)*; su valor puede obtenerse por medio de la razón *P/B*, cuyas unidades son $mgC{\cdot}mgCl.a^{-1}{\cdot}h^{-1}$, es decir, la cantidad de carbono fijada a partir de *x* miligramos de clorofila *a* en un tiempo determinado. Esta razón, según Margalef (1974), vale generalmente 3,7 para el plancton, aunque puede tender a 5 y presentar un valor máximo teórico de 25. Como ejemplo, el valor medio encontrado en la laguna del Parque Norte (2,92 mg $CmgCl.a^{-1}{\cdot}h^{-1}$, coeficiente de variación = 54,7%) se situó cerca del valor mínimo citado por Margalef, superando el valor de 5 solo en uno de 24 muestreos efectuados. Este valor indica una baja eficiencia, ya que, a pesar de los altos valores de biomasa, la fijación de carbono no es tan alta como podría esperarse. El valor hallado manifiesta, además, que valores altos de clorofila no indican necesariamente producción alta; por ello, no debe considerarse a la biomasa como equivalente a la producción. Este valor expresa también que la contribución alóctona es baja, máxime cuando este es un sistema considerado endorreico (Ramírez y Alcaraz, 2002) (véase figura 14.4).

La producción puede relacionarse con la respiración *(R)* mediante la razón *P/R*. El resultado de esta razón indica el balance entre fotosíntesis y respiración en el ensamble fitoplanctónico, generalmente se complementa con la razón *R/B* (véase figura 14.5), la cual se interpreta como una medida de la renovación ecológica del sistema. Para la laguna del Parque Norte se dedujo, a partir de los valores de ambas razones (P/R: media = 1,47, coeficiente de variación = 113,9%; *R/B:* media = 2,57 $mgC(mgCl.a)^{-1}\,h^{-1}$, coeficiente de variación = 95,4%), que: 1. a pesar de la alta respiración, parte de la biomasa presente no se consume, lo que implica la existencia de producción neta disponible para los demás componentes de la cadena trófica y para ser reciclada dentro del sistema; 2. la tasa de renovación del ensamble por sí mismo es

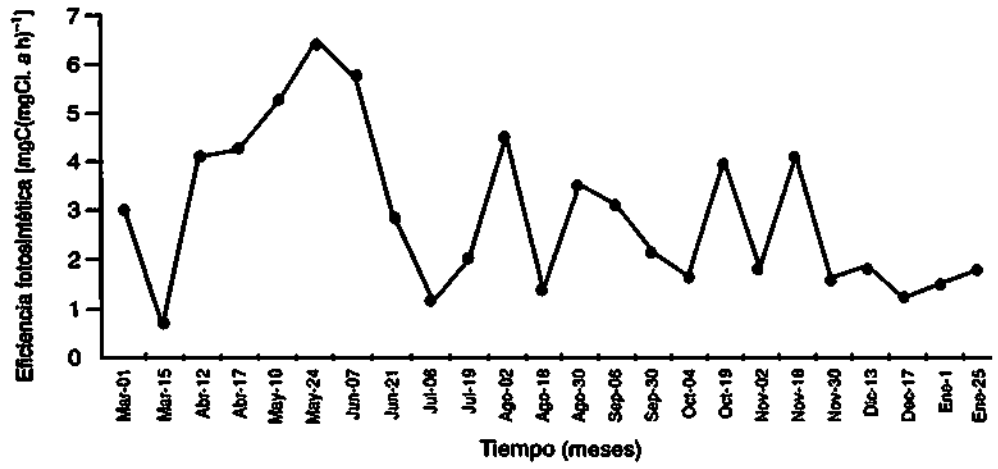


Figura 14.4 Cambios en el tiempo para la eficiencia fotosintética, razón producción/biomasa *(P/B)* en la laguna del Parque Norte, Medellín (Colombia)

Fuente: tomada de Ramírez y Alcaráz (2002).

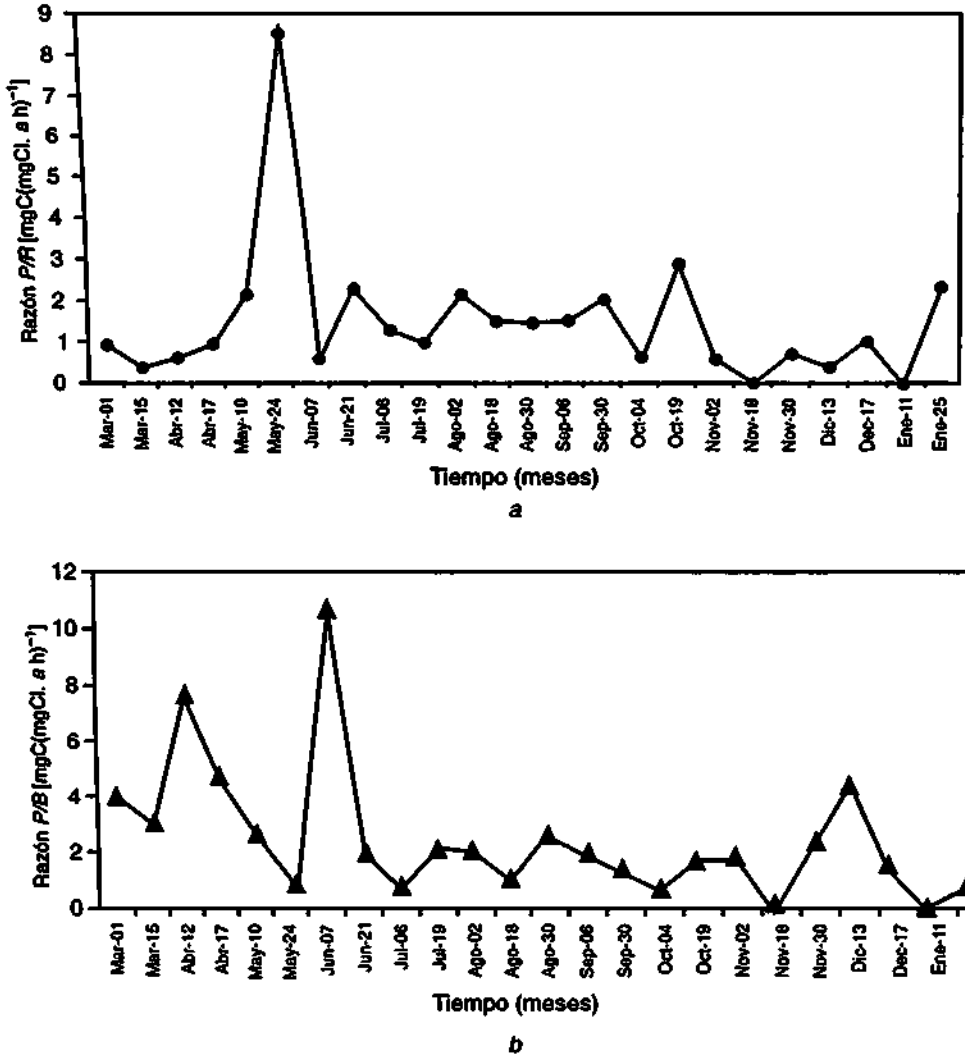


Figura 14.5 Variación temporal de los valores de la razón Producción/Respiración *(P/R)* y razón Respiración/Biomasa (R/B) en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *a.* Razón *P/R; b.* Razón *R/B.*

Fuente: tomada de Ramírez y Alcaráz (2002).

baja; y 3. el sistema presenta una baja entropía interior (mostrada por los valores de la razón *P/R),* indicada por la dominancia del alga verde *Botryococcus braunii* durante todo el tiempo del muestreo, la cual disipa la entropía generada por la mezcla y los nutrientes (Ramírez y Alcaraz, 2002).

Determinación de biomasa

Para medir la biomasa del ensamble fitoplanctónico se usan índices que incluyen el peso seco y el peso seco libre de cenizas, el biovolumen, el carbono total y el contenido de clorofila.

Se considera que determinar la biomasa fitoplanctónica brinda una estimación de la cantidad relativa del total de la materia viva de una especie determinada *(standing crop).* A causa de que la concentración de clorofila varía con las especies y con los factores ambientales y nutricionales, las medidas de clorofila para la determinación de biomasa son consideradas relativamente imprecisas. Algunos autores indican que la determinación de biomasa fitoplanctónica relacionada con la unidad de superficie o volumen de un lago es una base ciertamente adecuada para hallar la producción primaria bruta, siempre y cuando se acompañe de otros datos como intensidad de la luz y temperatura (Ramírez, 1991*a*). Sin embargo, estas conversiones deben ser consideradas con cautela pues, según Margalef (1983), cuando se introdujo el método de medición espectrofotométrico de la clorofila se buscaba un procedimiento rápido para medir biomasa; luego la concentración de clorofila *a* se relacionó con la producción. Pero la clorofila no guarda proporcionalidad estricta con la biomasa ni con la producción, pues hay varios factores que afectan la expresión final de la clorofila (como clorofila *a*, clorofila total, luz, concentración de nutrientes, etc.).

Generalmente basta medir la clorofila *a,* por ser la más abundante e importante. Por lo general, este tipo de clorofila constituye entre el 0,5 y el 2,0% del peso seco algal. La clorofila puede ser medida *in vivo* fluorométricamente o en extractos de diferentes solventes *(in vitro)* por fluorometría o espectrofotometría.

En la laguna del Parque Norte la variación anual de biomasa fitoplanctónica, evaluada mediante la concentración de clorofila *a,* fue baja (*CV* = 36,7%) y su valor medio fue alto (139,3 mg·Cl·a m^{-3}), como corresponde a un ecosistema altamente eutrofizado; el menor registro durante el año de estudio (1999) se presentó el 2 de agosto (58,3 mg·Cl.*a* m^{-3}) y el mayor el 19 de julio (204,0 mg·Cl.*a* m^{-3}) (Ramírez y Alcaraz, 2002) (véase figura 14.6). El método para estimar la clorofila comprende los pasos siguientes:

Filtración: se filtra un volumen conocido de agua (250-1.000 mL, según su contenido de fitoplancton) con un filtro de acetato de celulosa o de fibra de vidrio, normalmente de 0,45 µm. La presión no debe exceder las 0,5 atmósferas.

Extracción de la clorofila: debe hacerse cuando el filtro está aún húmedo. Si no es posible inmediatamente, se colocan los filtros en papel aluminio, se guardan al oscuro (en un frasco) y se congelan. En dicha extracción se usan generalmente 10 mL de varios solventes (metanol, acetona, cloroformo-metanol o etanol), siendo el más usado la acetona alcalina al 90%, aunque actualmente se impone el uso del etanol caliente al 95% (Sartory y Grobbelaar, 1984). En este último caso, el filtro se deposita en el etanol, el cual se calienta a 78 °C durante 5 min. Una vez extraído el pigmento, se decanta el líquido en un tubo de centrífuga a una velocidad de entre 2.000 y 4.000 rpm durante 10 o 15 min. Con una pipeta se extrae cuidadosamente el sobrenadante y se pasa a una cubeta de espectrofotómetro, la cual normalmente es de 1 cm de paso de luz que, aunque no es la mejor, es la más común.

Medición espectrofotométrica: consiste en leer el extracto de clorofila en la cubeta a las longitudes de onda propuestas por la ecuación escogida. Normalmente estas longitudes de onda corresponden a los máximos de absorción para los diferentes pigmentos, siendo los más comunes 665 y 663 nm. Hay que proceder, además, a una lectura a 750 nm para determinar la turbidez y color residuales y sustraer el valor obtenido de cada uno de los otros valores. Como blanco se utiliza el mismo solvente empleado en la extracción. Luego de la primera lectura, se acidifica el extracto con 1 o 2 gotas de ácido clorhídrico u oxálico 1 o 4N, se mezcla y se vuelve a leer tomando un segundo espectro de absorción. Esta acidificación tiene como objetivos: 1. eliminar la interferencia de los feopigmentos y 2. expresar por separado los resultados en términos de clorofila *a* activa y feopigmentos. Sin embargo, puede trabajarse sin acidificar el extracto y expresar el resultado solo como pigmentos totales.

Cálculo de la concentración de clorofila: se

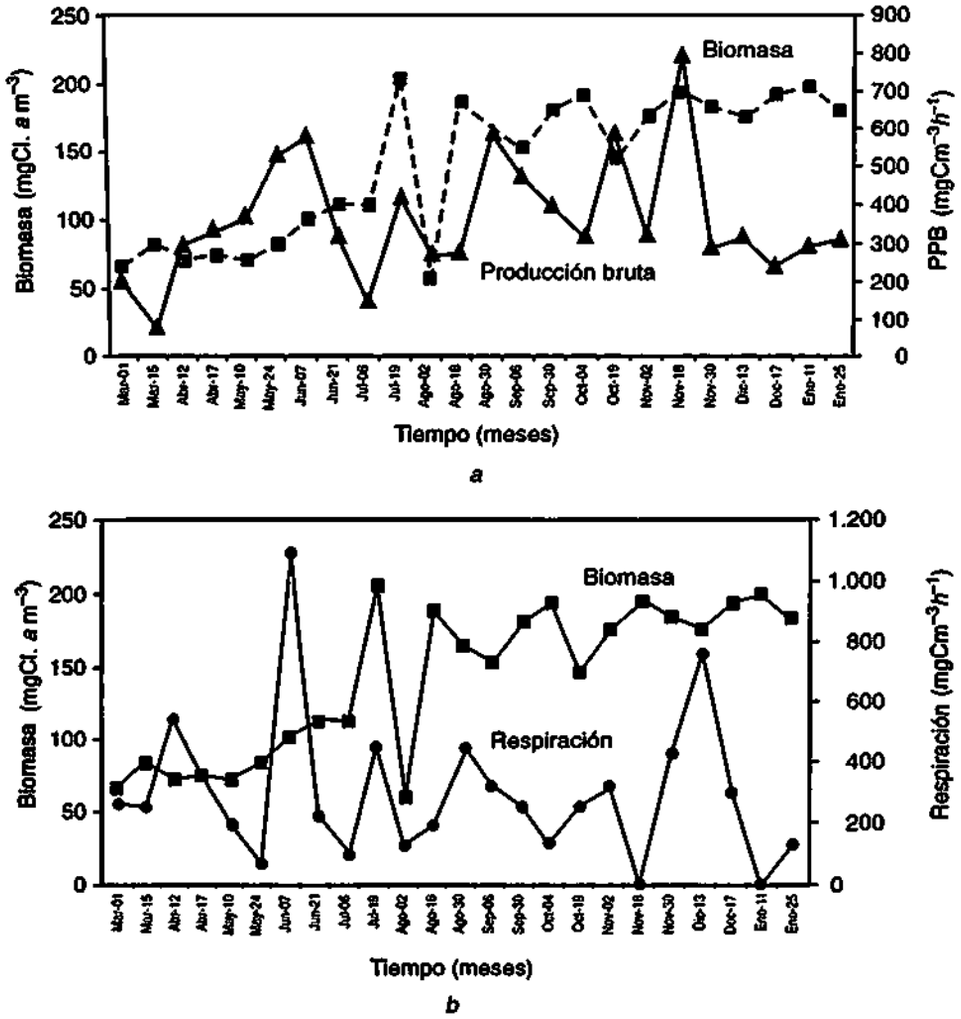


Figura 14.6 Variación temporal de la biomasa fitoplanctónica en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *a*. En relación con la producción primaria bruta; *b*. en relación con la respiración.

Fuente: tomada de Ramírez y Alcaráz (2002).

realiza con base en la fórmula escogida. El resultado se expresa en mgm^{-3}, μgL^{-1} o μgm^3.

Las ecuaciones más utilizadas para calcular de la clorofila *a* son estas (González, 1988; Ramírez, 1991*a*):

a. Parsons y Strickland (1963):

Clorofila *a:* $[11{,}6(A_{665}) - 0{,}14(A_{630}) - 1{,}31(A_{645})]\, v / VZ$.

b. Talling y Driver (1963):

Clorofila $a = [11{,}9(A_{665o} - A_{665a})]\, v / VZ$.

c. Scor/Unesco (1966):

Clorofila *a:* $[11{,}64(A_{663}) - 2{,}16(A_{645}) + 0{,}10(A_{630})\, v / VZ$.

d. Lorenzen (1967):

Clorofila *a:* $[26{,}73(A_{665o} - A_{665a})]\, v / VZ$.

Feopigmentos: $\{26{,}73\ [1{,}7(A_{665a} - A_{665o})]\}\ v / VZ$.

e. Wetzel y Likens (1979):

Clorofila $a = [11{,}3\ (A_{663o} - A_{663a})]\, v / VZ$.

Feofitinas $= 17{,}86\ (A_{663o} - [2.43\ (A_{663o} - A_{663a})]\, v / VZ$.

Para todas las anteriores ecuaciones:

$A_{663o} = (A_{663o} - A_{750o})$ sin acidificar el extracto.

$A_{663a} = (A_{663a} - A_{750a})$ después de acidificar el extracto.

donde:

v es el volumen del extracto (en mL). Por lo general se usan 10 mL.

V corresponde al volumen de agua filtrada (en mL).

Z es la longitud del paso de la luz a través de la cubeta (en cm).

Todas las ecuaciones anteriores se obtuvieron usando acetona alcalina al 90% como solvente extractor; por tanto, no son válidas para otros solventes, pues los coeficientes varían según el solvente usado. Además, por la misma consideración, tampoco es posible mezclar solventes ni comparar resultados provenientes de tratamientos con solventes diferentes. Lo importante para tener consistencia en los resultados es aplicar siempre la misma ecuación y el mismo solvente para un mismo tipo de trabajo o para comparar entre varios de ellos. Es incluso ideal utilizar el mismo volumen de agua filtrada en todas las muestras.

Nusch (1980) y Sartory y Grobbelaar (1984) propusieron usar etanol caliente como solvente extractor. Nusch sugiere para etanol al 90% la siguiente ecuación:

$$\text{Clorofila } a = \frac{(10^3 / A) \times K \times (A_{665o} - A_{665a}) \times v}{V_f \times l},$$

donde:

A es el coeficiente de absorción de la clorofila *a* en etanol al 90% = 82 $gL^{-1}cm^{-1}$.

10^3 corresponde al factor para convertir $gL^{-1}cm^{-1}$ a $mg{\cdot}L^{-1}cm^{-1}$.

$10^3 / A = 10^3 / 82 = 12{,}19$.

K es el factor para adecuar la reducción en absorbancia a la concentración inicial de clorofila, igual a 1,7/0,7, igual a 2,43 (Lorenzen, 1967).

V_f indica los litros de agua filtrada.

l es el paso de la cubeta en cm, igual que 1 cm.

v es el volumen del extracto etanólico, igual a 10 ml.

La ecuación final para clorofila *a* en mgm^{-3} (μgL^{-1}) utilizando etanol calentado a 78 °C y al 90%, es:

$$\text{Clorofila } a = \frac{29{,}6(A_{665o} - A_{335a})\, v}{V_f \times l}.$$

Los pasos generales son:

1. Pase un volumen de agua conocido (generalmente entre 0,5 y 5,0 litros) de acuerdo con el estado trófico del cuerpo de agua, a través de un filtro de acetato de celulosa de 0,45 µm de tamaño de poro. La filtración debe hacerse al vacío, a baja presión.

2. Una vez realizada la filtración, doble los filtros y deposítelos en frascos con 10 mL de etanol al 90%. Los tubos deben estar cubiertos con papel de aluminio y tapados herméticamente para evitar la fotooxidación de la clorofila y la evaporación del etanol en el paso siguiente.

3. Caliente los tubos con el etanol en baño maría durante 5 min hasta 78 °C (punto de ebullición del etanol); por ello deben ser de tapa rosca y resistentes al calor (idealmente tipo *pyrex*).

4. Enfríe los tubos en agua corriente y deposite el volumen de etanol necesario para leer en el espectrofotómetro en cubetas de 1 cm de paso.

5. Una de las cubetas, que servirá para llevar a ceros el espectrofotómetro, debe contener etanol al 90% sin el extracto de clorofila.

6. Lea a 665 nm y 750 nm en el espectrofotómetro. Esta última longitud de onda

se utiliza para corregir la turbidez residual, es decir, aquella que no pertenece a la clorofila.

7. Para feopigmentos, el extracto se acidifica en la cubeta con 6 gotas de HCl 2 molar que son suficientes para acidificar 100 mL de extracto hasta un pH entre 2,6-2,8 (Nusch, 1980). Dado que el volumen de extracto en la cubeta es de 10 mL, se usa aproximadamente una gota de ácido. Se agita y se mide después de 5-30 minutos. Se lee nuevamente a las mismas longitudes de onda.

En el caso de los feopigmentos la ecuación, en mgm^{-3} (adecuado de Lorenzen, 1967), usando etanol caliente (a 78 °C) al 90%, es:

$$\text{Feopigmentos } (mgm^{-3}) = \frac{A \times K(R \times A_{665a} - A_{335o})\, v}{V_f \times l},$$

donde:

R es el valor máximo de la razón A_{665o}/A_{665a} en ausencia de feopigmentos, igual a 1,72 para etanol al 90% y según Sartory & Grobbellaar (1984).

$$\text{Feopigmentos } (mgm^{-3}) = \frac{29,6(1,72A_{665a} - A_{335o})\, v}{V_f \times l}.$$

Nusch (1980) recomienda, además:

a. Preparar el filtro pasando a través una suspensión de $MgCO_3$ (según Teixeira, 1973, usar 1,0 g de $MgCO_3$ en polvo para 100 mL de agua destilada) hasta obtener un recubrimiento uniforme. La suspensión debe ser homogeneizada previamente. La adición de este paso evita la acidificación de la clorofila, previniendo de esta forma su transformación en feofitina.

b. Calentar por separado el volumen requerido de etanol al 90% (hasta 78 °C) y vaciarlo sobre cada filtro. Este es un paso poco seguido por la mayoría de los investigadores.

c. Después de alentados (como en el paso 3), Nusch (1980) macera el filtro para facilitar la extracción y guarda al oscuro el macerado con el etanol (que ha sido completado hasta 10 mL) entre 6 y 24 horas.

d. Medir según las longitudes de onda mencionadas y continuar con el paso 7.

Todas las manipulaciones deben llevarse a cabo en penumbras para prevenir el fotoblanqueamiento de la clorofila.

Si se decide no realizar el paso 7, el resultado debe reportarse como pigmentos totales (clorofila *a* más feopigmentos); de lo contrario se reportan como concentración de clorofila *a* activa.

Morfología funcional y estrategias adaptativas del fitoplancton

Las propiedades del plancton resultan de la integración de lo que ocurre en espacios muy pequeños, donde se manifiesta la interacción de los organismos con el agua. Como resultado de esa interacción, se originan formas biológicas o morfologías funcionales que son características, que no cambian fácilmente y se relacionan principalmente con la turbulencia del medio y la disponibilidad de nutrientes. El estudio del plancton ha de contemplar las diversas formas biológicas como expresión de opciones o alternativas de supervivencia en un ambiente esencialmente móvil e inestable. El control pertenece siempre al entorno físico, quien asume el carácter de una variable independiente. En consecuencia, el fitoplancton aparece como un ensamble menos controlado desde dentro que desde fuera. No hay en el plancton nada comparable con la estructura rígida y el sistema de transporte que caracteriza el bosque, con hongos, raíces, madera y hojas. En el plancton, el control se ejerce por el medio físico, por la estructura móvil de las masas de agua, con celdillas de circulación y remolinos de todos los tamaños (Margalef, 1983).

La *morfología funcional* describe la función de la forma en los organismos, la cual se manifiesta mediante adaptaciones que se reflejan, a su vez, en las diferentes estrategias

evolutivas presentes. La distribución de los organismos se relaciona entonces con estas últimas, las cuales son adoptadas para promover el crecimiento y la supervivencia. Las *estrategias* son, entonces, agrupamientos de rasgos morfológicos, fisiológicos, reproductivos y de comportamiento similares que caracterizan las especies o poblaciones mejor ajustadas a una serie particular de condiciones ambientales dadas, más que a otras. En consecuencia, los diferentes organismos que han adoptado estrategias parecidas probablemente posean ecologías similares (Grime, 1979).

Existen dos factores ambientales que limitan el crecimiento exponencial (característico del potencial biótico) en el fitoplancton. Uno de ellos es que haya disponibilidad insuficiente de nutrientes esenciales, de forma que la tasa de crecimiento esté limitada por una cuota celular agotada de uno u otro de estos nutrientes. El segundo factor es la profundidad de la mezcla (D_m) que transporta las algas verticalmente a lo largo del gradiente lumínico y, en ocasiones, más allá de la zona fótica. Bajo tales condiciones, el organismo sujeto a rápidas fluctuaciones en insolación y en la longitud relativa del día solar, puede experimentar disminución del fotoperíodo total que permita una ganancia fotosintética. La relación entre D_m (D_m), definida como la parte superior de la columna de agua dentro de la cual el gradiente de densidad es mayor que 0,002 kg m^{-3} m^{-1}, y D_{eu} (profundidad de la zona eufótica), es bastante significativa a este respecto, pues indica cuándo un alga permanece en la luz y cuándo en la oscuridad (Reynolds, 1984).

Si D_m es mayor que D_{eu}, los fitoplánc-teres (algas) se ven forzados a permanecer parte del período lumínico en oscuridad efectiva; pero cuando son transportadas dentro de la parte iluminada del gradiente, también experimentan rápidas fluctuaciones de irradiación (véase figura 14.7).

Si D_{eu} es mayor que D_m, la tasa neta de producción fotosintética puede ser potencialmente mantenida tanto por las algas envueltas en la capa de mezcla como por aquellas debajo de ella. Estas condiciones se alcanzan con mayor probabilidad en la parte superior de columnas de agua establemente estratificadas, donde las mayores temperaturas contribuyen a acrecentar las tasas de producción. Al mismo tiempo, la producción incrementada en un volumen restringido puede agotar los nutrientes a una mayor velocidad que no alcanza a ser compensada por la débil sustitución por reciclaje desde el fondo, ya que el hundimiento del fitoplancton y de los *pellets* fecales del zooplancton herbívoro remueven los nutrientes potenciales del epilimnion (Reynolds, 1984) (véase figura 14.7).

Si D_m es mayor que D_{eu}, entonces la exposición a la luz puede ser tan reducida que las algas no alcanzarían a mantener su crecimiento.

La razón $D_m / D_{eu} = 1$ se presenta en sistemas con D_m poco profunda o en aguas muy claras. Esta misma razón muestra valores mayores que 1 en lagos profundos y en el mar cuando se mezclan completamente o cuando hay termoclinos profundos; también en lagos de menos profundidad con fitoplancton de volúmenes celulares grandes y en aguas poco profundas y muy turbias por el material resuspendido.

La limitación de nutrientes, de las tasas de crecimiento celular, y las de replicación, corresponden a estrés; las translocaciones frecuentes e involuntarias de los individuos fuera de la zona eufótica, especialmente si estas ocasionan la destrucción de biomasa existente, representan una forma de disturbio. Entre los hábitats pelágicos, la intensidad de los factores de estrés y disturbio varía enormemente, pues existe un espectro amplio de disponibilidad de nutrientes (desde aguas ultraoligotróficas a hipereutróficas) y un amplio rango de ellos potencialmente limitantes, así como una diversidad de tipos de mezcla desde cuerpos de agua amícticos hasta holomícticos continuos y polimícticos discontinuos.

Margalef (1983, 1991) considera que la turbulencia es un ruido que perturba la transmisión a lo largo del tiempo de cierta organización. Es comparable a la deriva genética, pues ambas difuminan los límites en distribuciones en el espacio, donde sería de esperar

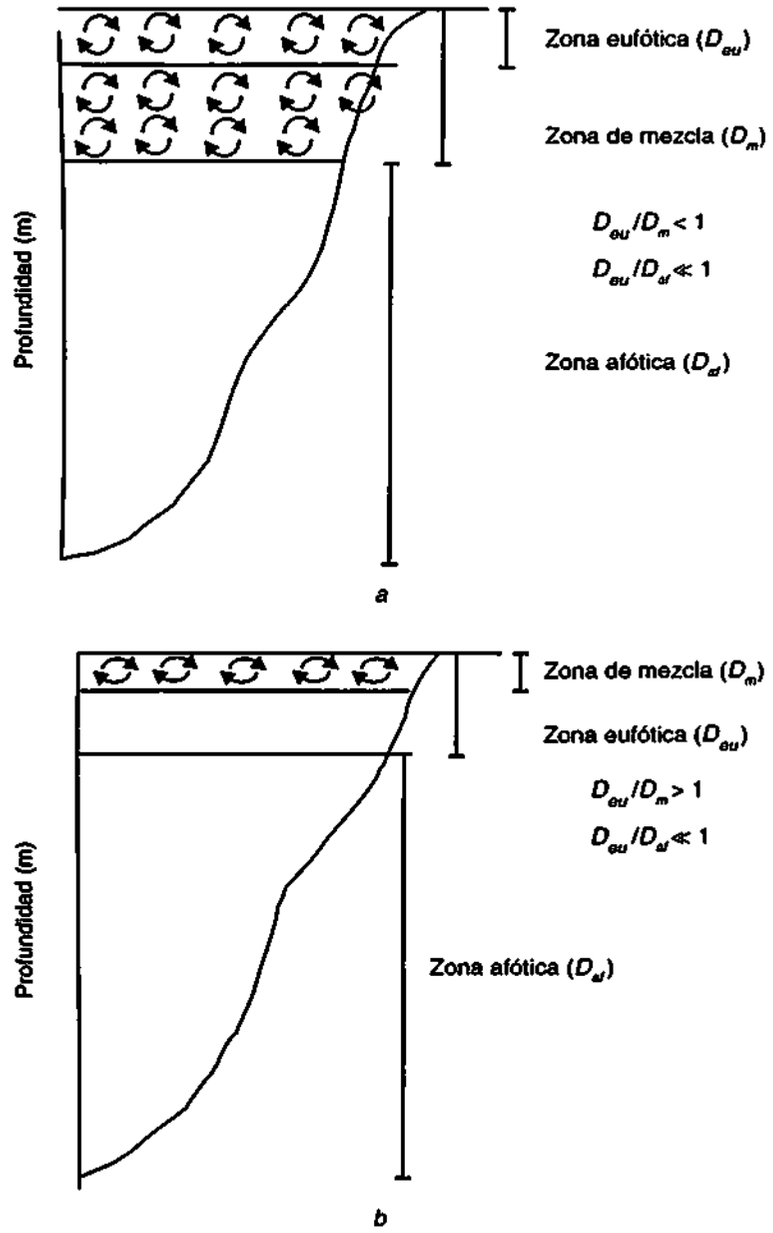


Figura 14.7 Relación entre las zonas de mezcla (D_m), eufótica (D_{eu}) y afótica (D_{af}) en un lago hipotético. *a*. Fitoplántcteres con alto periodo de exposición al oscuro; *b*. fitoplántcteres expuestos durante mayor tiempo a la luz.

que la competencia entre especies resultara en límites de distribución más precisos.

Dados los tamaños microscópicos de las algas planctónicas y la brevedad comparativa de las generaciones sucesivas (días o menos), no es sorprendente que el desarrollo periódico del estrés de nutrientes y de la variabilidad de la mezcla vertical representen las mayores influencias selectivas a las cuales responde el fitoplancton natural (Lewis, 1978*a*, 1978*b*, 1983; Margalef, 1978).

¿Por qué las especies individuales responden a las condiciones de estrés y disturbio impuestas con tan aparente consistencia? Porque las especies del fitoplancton han desarrollado mecanismos estratégicos particulares que comprenden adaptaciones de la morfología celular y función fisiológica, que las equipan preferentemente para sobrevivir bajo una u otra de las permutaciones de bajo o alto estrés de nutrientes con bajas o altas perturbaciones físicas (Reynolds, 1988).

El rasgo más dominante en el estudio de las estrategias de las historias de vida lo constituye la tendencia a dividir series de características, y los ambientes con que ellas están asociadas en dos tipos de contrastantes: *r* y *K*. En ecología se habla generalmente de organismos sujetos a selección *r* y a selección *K*. Estos tipos de selección surgen de los parámetros que caracterizan la curva logística de crecimiento: *r*, índice de incremento, y *K*, densidad de saturación o capacidad de carga.

Las poblaciones de organismos fitoplanctónicos que en algunos ambientes se acercan a la densidad asintótica durante gran parte del año son especies sujetas a la selección *K*. Otras especies rara vez alcanzan tal densidad y permanecen en el sector ascendente de la curva la mayor parte del tiempo; son organismos *r* producto de la selección. La terminología del binomio *r*-*K* se debe a MacArthur y Wilson (1967). Nótese que no se trata de una dicotomía *r*/*K* con dos ramificaciones, sino de los extremos de un continuo.

Margalef (1978), Kilham y Kilham (1980) y Sommer (1981) aplicaron el concepto de selección *r* y selección *K* al fitoplancton. Margalef (1978) ha representado el gradiente entre los extremos *r* y *K* con una línea diagonal que muestra el comportamiento de los taxa en el plano circunscrito por los ejes que describen el incremento de los nutrientes y la turbulencia (véase figura 14.8).

En el modelo de Margalef (1978), organismos como las diatomeas serán dominantes en agua turbulenta y rica en elementos nutritivos, mientras que organismos cuyas características se acerquen más a las de los dinoflagelados formarán la mayor parte de las poblaciones presentes en aguas estratificadas y pobres en nutrientes. En este modelo, las comunidades se ordenan a lo largo de lo que él denomina la *secuencia principal*, que va desde las aguas fértiles y turbulentas, con muchas diatomeas (esquina superior derecha de la figura 14.8), hasta las aguas más pobres y estratificadas en las que predominan los dinoflagelados aplanados y algunos tipos de

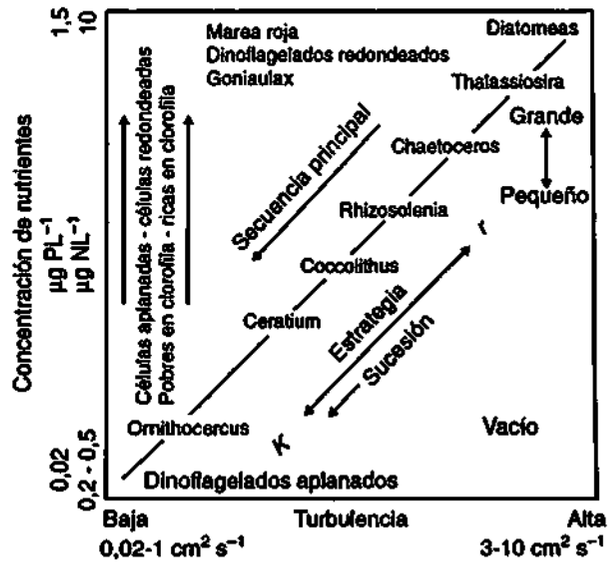


Figura 14.8 Estrategias principales en la supervivencia del fitoplancton marino

Fuente: tomada de Margalef (1983).

cianoficeas provistas de medios de flotación particulares (esquina inferior izquierda de la figura 14.8). Aunque el modelo fue desarrollado para especies de fitoplancton marino, puede adaptarse bien a las condiciones de agua dulce.

Margalef (1978) propone que el modelo anterior puede mejorarse si en el espacio ecológico definido por la turbulencia y los nutrientes se reconocen otras dos direcciones de variación inclinadas 45° respecto a las coordenadas principales: la de producción total y la de intensidad de gradientes verticales (grado de estratificación). El potencial de producción es proporcional al producto nutrientes multiplicado por la turbulencia o a su raíz cuadrada; y el grado de estratificación se puede hacer proporcional al cociente entre nutrientes y turbulencia. Las nuevas ordenadas hacen girar el gráfico primitivo que en su nueva forma Margalef lo denomina la *mandala del fitoplancton* (véase figura 14.9). Una mandala (que en sánscrito significa círculo y representa la unidad del cosmos) en las culturas hindú y budista es una figura simbólica dividida en cuartiles. La unidad debe entenderse aquí como el resultado final del proceso sucesional que requiere un tiempo para cumplirse. Por ello, los cuartiles no pueden concebirse aislados, sino como un continuo que alcanza su expresión definitiva (la unidad) al pasar del primero (aguas fértiles y turbulentas) al tercero (aguas pobres y estratificadas) en el sentido de la secuencia principal.

Reynolds (1980) sugirió que las sucesiones autogénicas envuelven transiciones

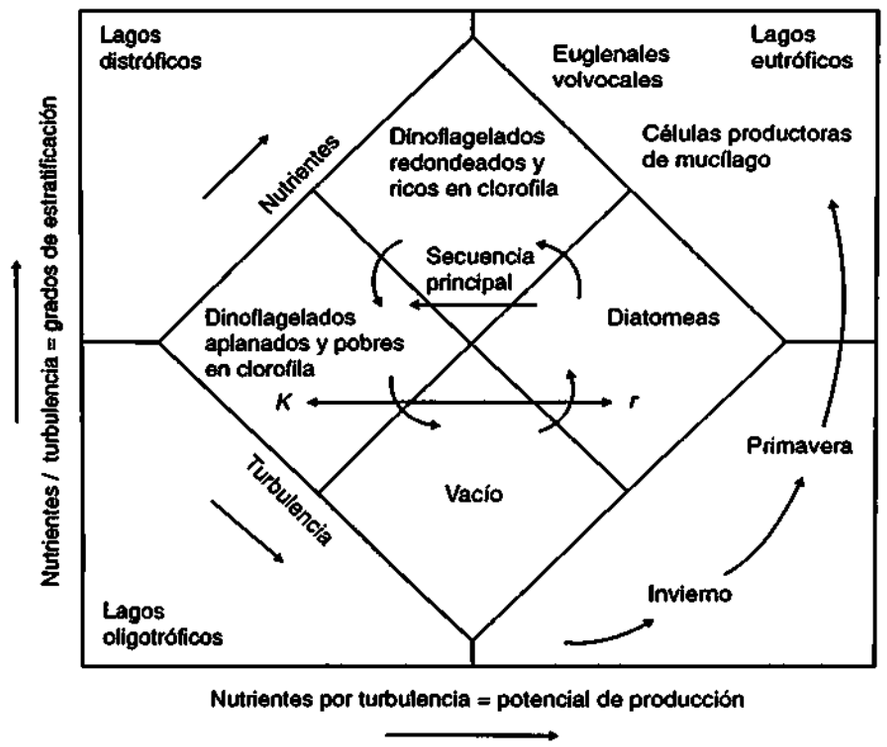


Figura 14.9 Mandala del fitoplancton

Fuente: tomada de Margalef (1983).

desde estrategas *r* hasta estrategas *K* a lo largo de gradientes que, en el modelo de Margalef, seguirían una dirección descendente (véase figura 14.10). Pero dado que la estabilidad cambia (mediante mezcla y reestratificación), permite desplazamientos en el plano horizontal, seleccionando independientemente aquellas especies más tolerantes u obligadamente dependientes de la mezcla física de la columna de agua. Reynolds *et al.* (1983*b*) consideraron entonces que el problema del modelo de Margalef era la concepción de las estrategias como un continuo, cuando realmente se trata de variables independientes. Por ello, basado en sus experiencias de desestratificación en limnocorrales, Reynolds *et al.* (1983*b*) supusieron que los ejes marcados por las estrategias *r-K* debían cruzarse y que el grado de mezcla cumplía un papel selectivo. En este esquema las especies presentes bajo condiciones de mezcla, poca luz y alta concentración de nutrientes fueron llamadas *W* (véase figura 14.10).

Para evitar confusiones de si las especies *W* debían ser estrategas *r* o *K*, Reynolds (1984*b*) introdujo las siguientes categorías: I para las especies de crecimiento rápido, dimensiones relativamente pequeñas y alto valor de la relación *S/V*, similares a las especies *r* y predominantes en zonas templadas en los períodos de estratificación temprana al comienzo del verano; II para las especies *W* tolerantes a la mezcla, con altos valores de la razón *S/V*, de dimensiones relativamente grandes y dominantes en primavera; y III para las especies similares a los estrategas *K*, de crecimiento lento, baja relación *S/V*, dimensiones grandes, tolerantes a estrés, y dominantes al final del verano cuando todavía está presente la estratificación térmica. Propuso que se cambiaran estas mismas categorías por las estrategias *C*, *R* y *S*, en el sentido propuesto por Grime (1979).

La alta dependencia de la turbulencia de las diatomeas silicificadas no móviles para la suspensión, y de la incorporación de sílice disuelto, las separa como estrategas *R*. De forma similar, el menor crecimiento de los dinoflagelados grandes (*Peridinium*, *Ceratium* spp.) y su propensión a dominar en ambientes agotados de nutrientes, sugiere una estrategia del tipo *S* seleccionada por la *K*. Sin embargo, entre las Cianoprocariota y las Chlorophyta es posible distinguir especies cuyas distribuciones se ajustan tanto a estrategas *C* (*Synechococcus*, *Chlorella*), estrategas *S* (*Microcystis*, *Sphaerocystis*), y *R* (*Oscilatoria* grandes, desmidias.). En consecuencia, las adaptaciones ecológicas evidentemente trascienden las fronteras taxonómicas (véase figura 14.11).

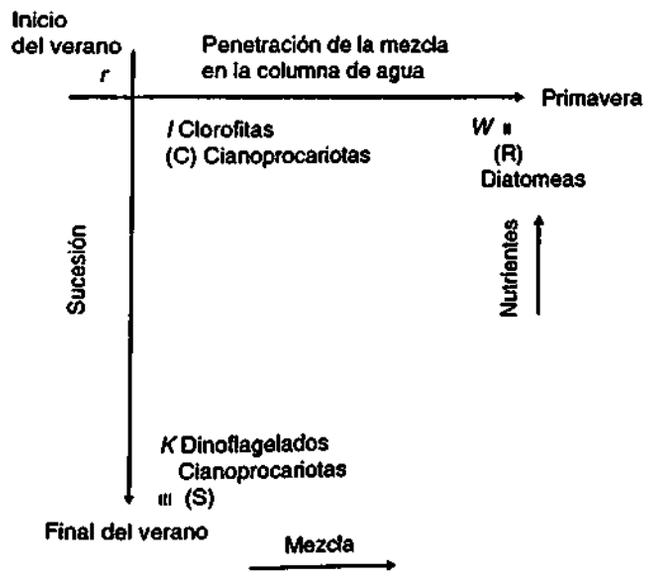


Figura 14.10 Representación esquemática con la sucesión *r-K* colocada en un eje de disponibilidad de nutrientes decreciente y la mezcla considerada como una variable independientemente selectiva de las especies tolerantes a ella.

Fuente: tomada de Reynolds (1988).

Estas tres estrategias primarias no son mutuamente excluyentes y deben ser distinguibles en términos del mecanismo funcional que capacita a los organismos a sobrevivir bajo condiciones de disturbio, de estrés o más favorables, lo cual fue expresado por Reynolds (1988*a*) en una matriz similar a la de Margalef, en la que se combinan condiciones de mezcla alta o baja con aquellas de altos o bajos recursos, como base para definir las estrategias primarias del fitoplancton bajo la influencia de estas dos fuentes de caracterización y variabilidad ambiental (véase figura 14.12).

El modelo describe la dirección de los cambios temporales, si bien las especies dominantes pueden variar según el lago o el año. Es, además, útil para definir con mayor precisión los rangos ecológicos de un organismo y predecir la composición probable del fitoplancton en un sistema dulceacuícola. Con base en el modelo se deduce que mientras el incremento de la estabilidad hidráulica (disminución de la mezcla) favorece a las especies *C* o a las *S*, desfavorece a las especies *R;* el aumento de la profundidad de la zona de mezcla permite a las especies *R* desarrollarse, pero desfavorece a los estrategas *C*. A su vez, el incremento del estrés nutritivo favorece a las especies *S*, pero perjudica a las *C* (véase figura 14.13).

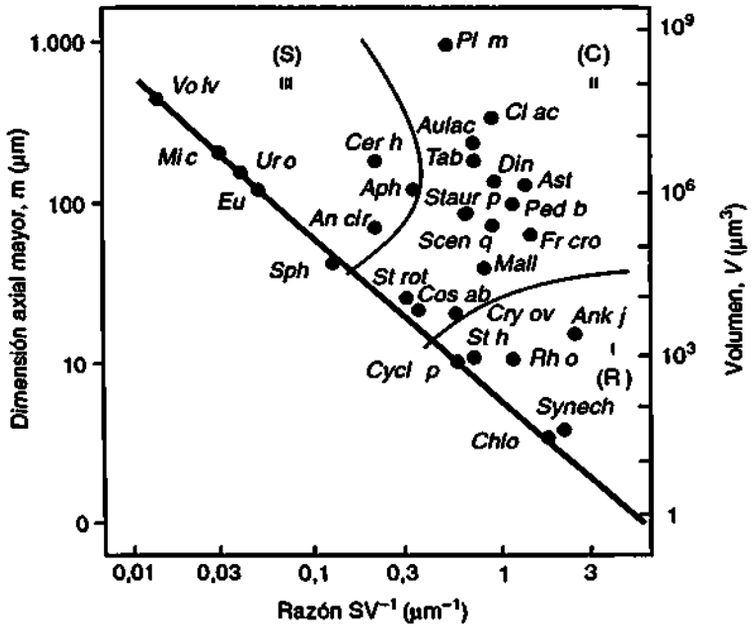


Figura 14.11 Separación del plancton dominante estacional (I: especies de verano *r*-seleccionadas; II: especies tolerantes a la mezcla en los periodos de primavera y de otoño; aproximadamente especies *W;* III = especies de verano *K*-seleccionadas).
An cir: Anabaena circinalis; Ank j: Ankyra judayi; Aph: Aphanizomenon flos-aquae; Ast: Asterionella formosa; Aulac: Aulacoseira granulata; Cer h: Ceratium hirundinella; Chlo: Chlorella sp.*; Cl ac: Closterium aciculare; Cos ab: Cosmarium abbreviatum; Cry ov: Cryptomonas ovata; Cycl p: Cyclotella pseudostelligera; Din: Dinobryon divergens; Eu: Eudorina unicocca; Fr cro: Fragilaria crotonensis; Mall: Mallomonas caudata; Mic: Microcystis aeruginosa; Ped b: Pediastrum boryanum; Pl m: Planktothrix mougeotii; Rho: Rhodomonas pusilla; Scen q: Scenedesmus quadricauda; Sph: Sphaerocystis schröeteri; Staur p: Staurastrum pingüe; St h: Stephanodiscus hantzschii; St rot: Stephanosdiscus rotula; Synech: Synechococcus* sp.*; Tab: Tabellaria flocculosa* var. *asteronelloides; Uro: Uroglena lindii; Volv: Volvox aureus.*

Fuente: tomada de Reynolds (1996).

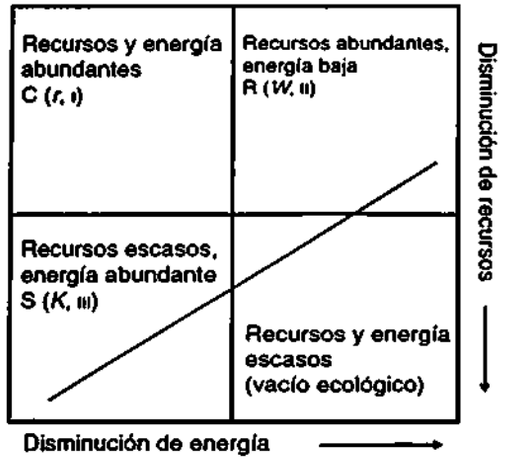


Figura 14.12 Matriz de la relación entre recursos y energía y la respuesta del fitoplancton en términos de estrategias adaptativas

Fuente: modificada de Reynolds (1997).

Las especies fitoplanctónicas deben entonces estar adaptadas a: 1. explotar ambientes saturados de luz y nutrientes, invirtiendo rápidamente en crecimiento y reproducción antes de que otras especies lo hagan (estos son los buenos competidores, según Grime); 2. operar bajo condiciones de agotamiento severo del suplemento externo de nutrientes esenciales (estos son los tolerantes a estrés); o 3. tolerar el transporte turbulento frecuente o continuo a través del gradiente de luz (estos son los ruderales o tolerantes a disturbio de Grime).

Características de los estrategas C: tamaño pequeño; alta razón *S/V;* alta actividad metabólica sobre un rango amplio de temperaturas, pero especialmente sensibles a la dosis de luz; mayor capacidad de cosechar luz por el mayor *S/V;* mayor capacidad de incorporación de nutrientes; mayor tasa de crecimiento, son bastante susceptibles a la herbivoría; y se establecen poco en aguas estabilizadas. Son sensibles a temperaturas altas.

Características de los estrategas S: son grandes, con razones *S/V* bajas, una tasa metabólica relativamente baja que es más sensible a la limitación por temperatura que a la reducción de la dosis de luz; bajas tasas de crecimiento in situ, las que son compensadas por resistencia al hundimiento y a la herbivoría, alta capacidad de almacenamiento de nutrientes, y la habilidad potencial de incrementar las poblaciones en crecimiento mediante el reclutamiento de *stocks* de propágulos de reposo. La no inhibición en presencia de luz fuerte se debe: 1. A su menor capacidad para obtener luz por unidad de volumen cuando es comparada con las formas pequeñas; y 2. porque la mayoría de ellos poseen rasgos para protegerse de la fotoinhibición. Por sus tasas de crecimiento y respiración disminuidas prefieren altas temperaturas y toleran estrés de nutrientes; por eso, almacenan nutrientes, explotan partículas orgánicas, tienen respiración baja y, además, poseen movilidad.

Características de los estrategas R: son de tamaño intermedio pero con morfologías que preservan una razón *S/V* alta, actividad metabólica alta y de crecimiento potenciales elevado. La mayoría sobreviven a temperaturas reducidas y notables dosis de luz. Generalmente dependen de los altos coeficientes de mezcla turbulenta para compensar pérdidas por hundimiento pasivo, pero en la mayoría de los casos exceden los rangos de tamaño de las partículas rápidamente ingestadas por el zooplancton filtrador. Son totalmente dependientes de la turbulencia y altamente resistentes al hundimiento; están adaptados a muchas perturbaciones físicas, dosis reducidas de luz, temperaturas bajas. A causa de su alta relación *S/V,* son capaces de explotar óptimamente los nutrientes. Las formas adaptadas a condiciones alternantes entre luz y sombra tienen una alta dependencia lumínica para el crecimiento, pero pueden regular su contenido de clorofila, su tamaño celular y sus depósitos de energía de acuerdo con las condiciones lumínicas.

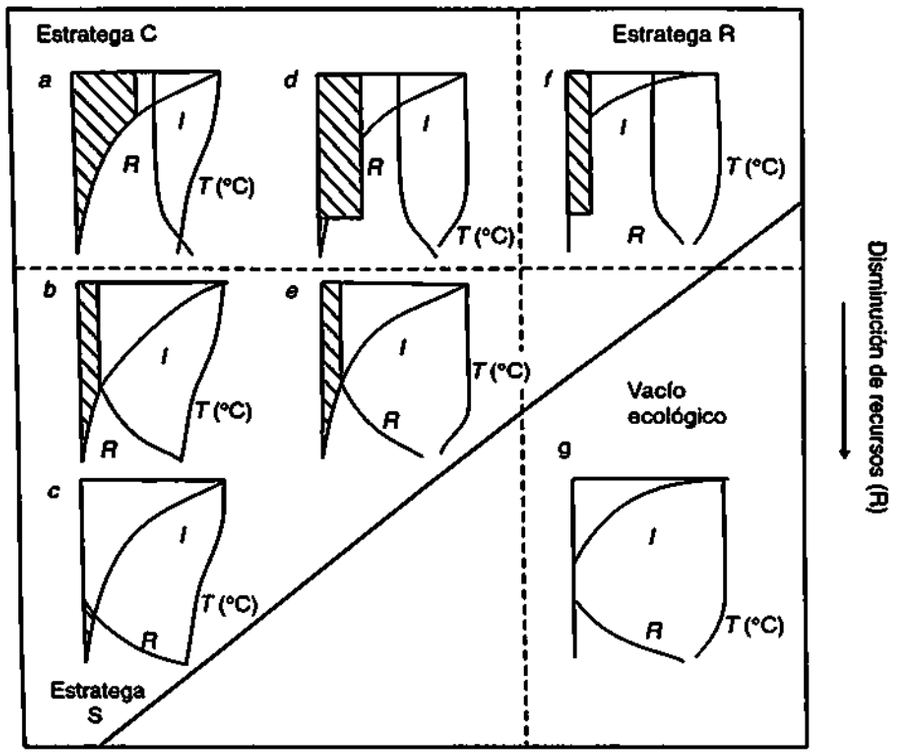


Figura 14.13 Perfiles idealizados de distribución subacuática de la energía *(I)*, la temperatura *(T)* y los Recursos *(R)* y ubicación de las estrategias ecológicas. Compárese con la matriz de la figura 14.12.

Fuente: tomada de Reynolds (1997).

Sucesión en el fitoplancton

Dado que existen diferencias entre las especies fitoplanctónicas en cuanto a sus requerimientos para crecer y sobrevivir, una especie puede llegar a ser dominante ya que: 1. el sistema tiene inóculos suficientes de este organismo; 2. compite mejor que las demás por los recursos que el ambiente posee, lo que permite incrementar su abundancia; y 3. el inóculo inicial es lo suficientemente abundante y le permite ganar una ventaja temporal sobre otras especies competidoras.

No obstante los inconvenientes que representa la aplicación de la teoría sucesional terrestre al desarrollo de los ensambles planctónicos, existen muchos intentos que han llevado a una reconstrucción relativamente exitosa de este proceso en el agua. Dicha aplicación es ventajosa porque posibilita la interpretación de los cambios temporales en la zona pelágica de los lagos y porque permite comprender el proceso sucesional y sus particularidades en este ensamble. No sobra resaltar que este proceso que en la tierra se tarda cientos de años, en el agua ocurre cientos de veces en un año, lo que posibilita realizar observaciones y experimentos significativos que permiten reconstruir el proceso muchas veces.

Pese a que existen descripciones para la alternancia en la dominancia de especies y que este fenómeno se conoce como *sucesión estacional*, no existe una explicación que llene todas las expectativas. Una definición aceptada se refiere a que la sucesión describe los cambios en la abundancia relativa de las especies, es decir, el cambio gradual mediante el cual una población sucede a otra. Es, por tanto, un proceso episódico de desarrollo ordenado del ensamble que muestra cambios en la estructura del mismo en el tiempo, una orientación razonable y predecible y un resultado de la modificación del medio físico por la comunidad (Odum, 1972; Lewis, 1978). Puede concluirse en términos generales que la sucesión como proceso presenta una tasa de cambio que es fácil de medir, y una dirección que no lo es tanto.

Se admite que el ensamble controla el proceso sucesional, pero el medio físico es el que maneja el tipo, la velocidad y los límites del mismo. Esta concepción presenta la sucesión como respuesta a los cambios en la luz, los nutrientes y las pérdidas por herviboría, lavado hidráulico, sedimentación y muerte fisiológica a que se ve sometido el ensamble fitoplanctónico. Se considera, además, un proceso de carácter autogénico (Margalef, 1969, 1983; Reynolds, 1997).

Odum (1972) y Margalef (1978, 1983) consideran dos tipos: *sucesión primaria*, la cual comienza en sustratos totalmente nuevos, y *sucesión secundaria* que empieza en un sistema existente o parcialmente perturbado. Ambas terminan en un ecosistema estabilizado y presentan fases pionera y de clímax. En estados pioneros prima la sucesión autogénica, por las alternancias en la dominancia de las diferentes especies; las especies de tamaño pequeño, estrategas *C*, caracterizan los estados iniciales y, paulatinamente, son sustituidas por especies de mayor tamaño y más resistentes a disturbios de diferente índole (estrategas *S* y *R*). Esos disturbios de carácter alogénico son los que ocasionan cambios en el ambiente, independientemente de la biota establecida, y a los que el ensamble debe hacer frente. La pertubación momentánea o temporal puede causar lo que Reynolds (1983*a*) denomina una *reversión*, mientras que una perturbación de carácter prolongado puede ocasionar una *sustitución*. El concepto de sucesión está, pues, muy ligado al de perturbación.

Si la perturbación es prolongada e intensa, el ensamble entrará en un estado primitivo de sucesión, pues constantemente estará siendo "borrado" el avance logrado; por tanto, la respuesta del ensamble se medirá en términos de sustitución y se presentará poca organización, alta productividad y explotación del recurso. Si la perturbación es corta y leve, se presentará un estado avanzado de sucesión y habrá alta eficiencia, complejidad estructural y conservación del recurso. El devenir del ensamble y las diferentes etapas que recorre durante el proceso sucesional, así como la alternancia entre los distintos tipos de estrategas, se ilustran en la figura 14.14.

Un *disturbio* o *perturbación* es, en términos generales, un cambio en la estructura mínima de un sistema causado por un factor de fuerza reconocible mediante la respuesta de la comunidad. En 1978, Connell planteó la hipótesis de la *perturbación intermedia:* el mantenimiento de la diversidad se debe a la intervención de factores que retardan el progreso hacia una condición de estabilidad. De ahí su influencia en la sucesión. La ausencia de perturbación disminuye la diversidad e incrementa las posibilidades de que opere el principio de exclusión competitiva; los disturbios frecuentes e intensos también disminuyen la diversidad, pues solo unas pocas especies (las pioneras) estarán adaptadas; y los disturbios de frecuencia e intensidad intermedia la aumentan.

Se conviene que un ensamble fitoplanctónico se encuentra en estado estable cuando una, dos o tres especies contribuyen con más del 80% de la biomasa total, coexisten o persisten por tiempo suficiente (mayor que una o dos semanas), y durante ese período no hay cambios significativos en la biomasa total del ensamble (Sammer *et al.*, 1993). Esta es una definición acotada en términos de la estructura del ensamble y de la biomasa disponible para fotosíntesis *(standing crop)*. Implica que

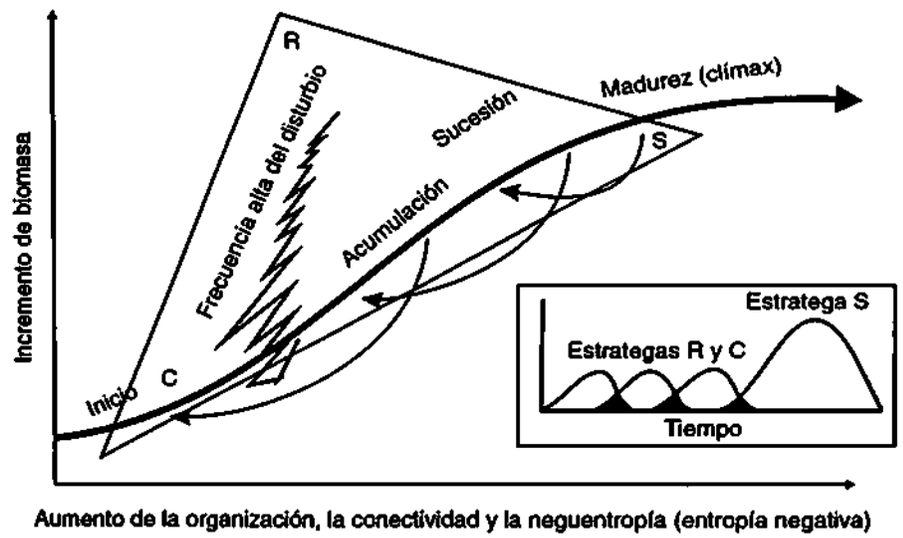


Figura 14.14 Tendencia general de los acontecimientos ocurridos durante la sucesión del fitoplancton en lagos

Fuente: tomada de Reynolds (1997).

el ensamble en estado estable, en el sentido microbiológico, puede existir únicamente si los factores de crecimiento y los de pérdida están balanceados independientemente del tiempo.

15

El ensamble perifítico

Wetzel (1975) considera la terminología asociada con bacterias y algas adheridas a un sustrato de diferentes formas como confusa y con un número de términos relacionados muchos de los cuales son innecesarios. Por ello es necesario comenzar este capítulo esclareciendo algunos términos relacionados con el perifiton.

En general, puede considerarse que los ensambles algales presentes en el agua dulce pertenecen al *fitoplancton* y al *fitobentos*. Este último es un término colectivo que incluye todos los grupos algales que no flotan libremente en el agua, es decir, aquellos que están fijos a un sustrato natural o artificial, o que se movilizan sobre el mismo. Está conformado por varias asociaciones algales: 1. el *epifiton* que crece principalmente sobre plantas macroscópicas, 2. el *epizoon*, que crece en la superficie de animales, 3. el *epiliton*, que crece sobre superficies rocosas, y 4. el *epipelon*, conformado por especies móviles asociadas al sedimento. Dentro de esta última asociación se encontraría el *epipsamon*, que crece y se moviliza entre los granos de arena que componen los sedimentos (Round, 1965; Wetzel, 1975). La aplicación de estos términos a investigaciones rutinarias de campo no implica ningún problema, pues su definición es bastante clara, concisa y precisa.

A pesar de su relación cercana con los términos anteriores, el *perifiton* no tiene una definición concreta y en general se tiende a considerar dentro de él sólo a las algas. Literalmente, perifiton significa alrededor de una planta (sin importar el tamaño de la misma). A pesar de lo limitante de esta significación, Rohl (1939) la entiende como una comunidad que comprende organismos sésiles sobre y alrededor de todo tipo de sustratos. En realidad, este término, introducido en la literatura científica por los limnólogos estadounidenses, debería referirse solo a organismos adheridos a vegetación acuática. Quizá la palabra alemana *aufwuchs*, que traduce "crecer sobre", hubiese sido etimológicamente la más adecuada, pero por falta de un término equivalente en otros idiomas, su uso no echó raíces en el lenguaje científico. Otras definiciones para perifiton son las de Ringuelet (1962), que considera que se trata de un conjunto de organismos microscópicos, sueltos o adheridos, localizados sobre superficies libres de vegetales u objetos inanimados sumergidos, formando una cubierta o nata continua o discontinua. Round (1964) indica que *perifiton* es un término colectivo que no esclarece el hecho de que floras separadas y bien definidas puedan encontrarse sobre sustratos colocados o presentes bajo la superficie del agua; aboga por su definición en función de la clase de sustrato al cual se fija (epifiton, epiliton, etc.). Esta observación cobra fuerza si se considera que a portaobjetos sumergidos se adhieren organismos de hábito claramente planctónico, como el *Peridinium*. Whitton (1975), inten-

tando esclarecer un poco más la definición, considera que el perifiton corresponde a todos los tipos de algas creciendo sobre superficies, sea epilíticas o epifíticas, adheridas firme o débilmente. Esta definición implica que organismos adheridos de forma temporal o accidental al sustrato, como los dinoflagelados, deberían ser considerados perifíticos. Para resaltar lo inconveniente de la definición, vale la pena considerar que cualquier tipo de sustrato puede permitir la fijación de cualesquiera de las asociaciones consideradas por Round (1965) y Wetzel (1975), al igual que de algas y otros organismos planctónicos, pues constituyen trampas y nichos vacíos que facilitan la colonización secundaria. Esta posibilidad está avalada por el concepto de *plenitud* (todos los nichos ocupados) de las teorías ecológicas de equilibrio.

Aunque se ha concedido amplio énfasis al componente algal de la comunidad perifítica, el término como tal hace referencia tanto a los animales como a los vegetales que viven adheridos a tallos y hojas de plantas acuáticas enraizadas o que se adhieren a otras superficies (Odum, 1983). Por lo anterior, autores como Foerster y Schlichting (1965) separan los componente vegetal algal y animal denominándolos respectivamente *ficoperifiton* y *zooperifiton*.

Wetzel (1983) acota para el perifiton la definición más usada actualmente: "una comunidad compleja de microorganismos vivos o muertos (algas, bacterias, hongos, animales, detritos orgánicos e inorgánicos) fijados a un sustrato orgánico o inorgánico". La definición es clara en cuanto a que excluye el bentos; sin embargo, en ella no queda muy claro lo del *metafiton* ni lo del tiempo de colonización. Esta última comunidad es similar al pseudoperifiton, al ticoplancton y al pseudoplancton, y es necesario resaltar que a ella pertenecen todas las algas que no están claramente asociadas a un sustrato ni son libre-flotantes.

Por lo anterior, muchos autores se inclinan por términos más amplios como el de "comunidades" o "ensambles de algas adheridas" *(attached algal communities* o *attached algal assemblages)*, y el de "biopelículas" o "biofilms".

Según Marshall (1984), se designa *biofilm, biopelícula* o *películas microbianas* al agregado o ensamble de microorganismos y productos extracelulares asociados a un sustrato. Es entonces el resultado de la colonización, crecimiento y metabolismo celular microbiano organizado sobre superficies no vivas o sobre tejidos (por ejemplo, en el caso de la placa dental). Desde el punto de vista conceptual, es un término más general y entendible que el de "perifiton". El ensamble presente en la biopelícula es un grupo de taxones que se desarrollan en escalas espaciales y temporales diferentes. Con relación a la primera, se desarrolla frente a una escala que puede ser considerada micro con relación a la escala macro en que se desenvuelve el sustrato que coloniza. Si este es de carácter inorgánico e inactivo (por ejemplo, láminas de vidrio), cuya función es suplementar un medio de soporte y adhesión, no es considerado una variable; por tanto, las variables y perturbaciones ambientales serán los atributos fundamentales que posiblemente ayuden a explicar los patrones presentes en la escala micro (Salazar, 1998).

La formación del ensamble de especies en la biopelícula se lleva a cabo básicamente en tres fases (Gamboa *et al.*, 2003):

1. *Colonización:* empieza con el reconocimiento de la superficie, el cual se da por la participación de fuerzas químicas que estabilizan la adhesión a nivel molecular. Hasta ese momento la adherencia es reversible y se hace irreversible cuando ocurren interacciones selectivas entre las adhesinas (proteínas de adhesión de los microorganismos) y vesículas bacterianas con los receptores específicos en el tejido o en la superficie inerte.

2. *Agrupamiento, crecimiento y formación de la matriz extracelular:* posterior a la colonización, los organismos se agrupan, se multiplican y forman una *matriz extracelular protectora*. Esta matriz está conformada fundamentalmente por materiales microbianos extracelulares, limo y proteínas del líquido en el que se encuentra inmersa (por ejemplo, las provenientes del carbono orgánico disuelto).

3. *Crecimiento de la matriz:* el aumento de tamaño de la matriz se da al atrapar otros organismos, con lo cual asegura un ambiente rico en nutrientes para permitir la multiplicación y supervivencia de los que en ella sobreviven. Además, en esta etapa, el intercambio de señales entre estos favorece la multiplicación y formación de microcolonias y capas.

Aunque en la presente obra se designan como pertenecientes al perifiton todas aquellas agrupaciones de organismos tales como algas, bacterias y protozoos, adheridas a sustratos vegetales, rocas o cualquier tipo de material natural o artificial sumergido, se considera que la propuesta de Round (1965) es lógica y aceptable, es decir, en aras de la precisión, debe definirse el ensamble perifítico de acuerdo con el sustrato al cual pertenece y establecer claramente si se estudia el ficoperifiton o el zooperifiton.

El perifiton como componente de los ecosistemas acuáticos

Varios autores que han trabajado con perifiton han encontrado que este desempeña un papel fundamental en la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Chye-Ho, 1979; Wetzel, 1979, 1983; Watanabe, 1985; Moreira da Silva, 1979; Moreno, 1989). Dentro de dicho papel se destacan: *a.* la producción de metabolitos orgánicos para diversos organismos en la cadena alimenticia; en este sentido, contribuyen con cerca del 70 u 80% de la producción total; *b.* alta tasa de reciclaje de nutrientes, dado que en él muchos organismos encuentran abrigo y otros alimentos, como lo hacen numerosos peces; y *c.* ser utilizado recientemente como indicador de la calidad del agua.

La composición del perifiton en un momento y ambiente dados depende del tipo de sustrato, de su rugosidad y del estado trófico del agua. Las algas crecen pegadas a todo tipo de sustrato. Estas se observan a veces como manchas verdes o parduscas sobre rocas, troncos y objetos artificiales sumergidos en el agua. A veces, cierto tipo de algas filamentosas forman masas flotantes que se extienden como cabelleras en el agua o formando verdaderas marañas entre la vegetación acuática sumergida y flotante.

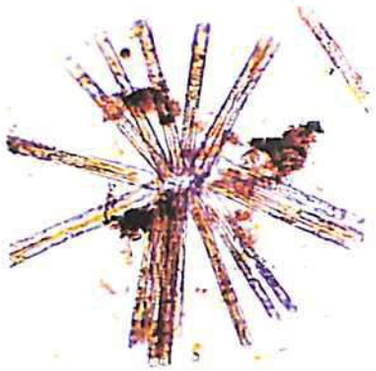
La figura 15.1 muestra algunos de los organismos más representativos del perifiton encontrados en estudios realizados por Moreno (1989) en varios embalses del Oriente antioqueño.

Entre los organismos animales asociados al perifiton se encuentran protozoos como *Vorticella, Arcella;* rotíferos como *Keratella, Philodina;* varios tipos de nemátodos y oligoquetos, así como larvas de insectos (véase figura 15.1).

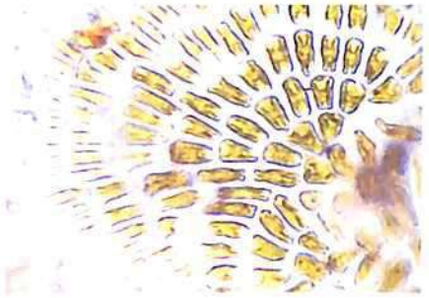
El perifiton constituye la base alimenticia de muchas especies acuáticas, especialmente de algunos peces de importancia económica. Por ejemplo, el bocachico *(Prochilodus reticulatus magdalenae)* raspa las superficies de las plantas que crecen en las ciénagas, en tanto que el coroncoro *(Pseudoancistrus, Ancistrus* o *Lasiancistrus)* raspa los sustratos rocosos (Moreno, 1989). El material adherido a estos sustratos (perifiton) es rico en proteínas, vitaminas y minerales, por lo que la implementación de sustratos artificiales en medios carentes de sustratos naturales, como los embalses, podría incrementar la productividad piscícola. El perifiton también es la base alimenticia para varios grupos de insectos (Blephariceridae, Ephemeroptera) y algunas larvas de batracios.

Factores que controlan el desarrollo del perifiton

El desarrollo del perifiton es función de los factores que regulan el crecimiento de sus componentes individuales. Dentro de este complejo macroensamble, sus varios componentes (bacterias, levaduras, hongos, protozoos, diatomeas, otros grupos algales diferentes de las diatomeas, y pequeños invertebrados), son regulados por factores de crecimiento que no tienen igual significado para todos. Los factores usualmente considerados como

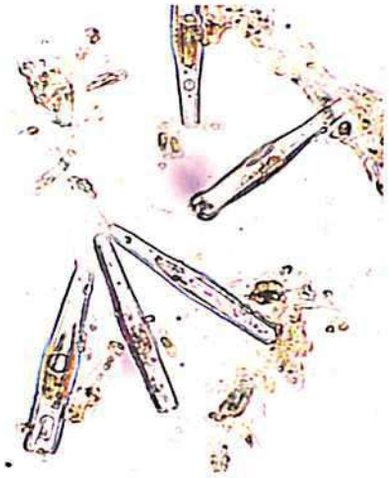


a



b

c



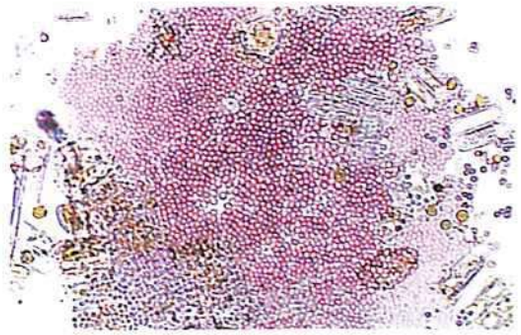
d

Figura 15.1 Algunos de los organismos más comunes del perifiton. *a. Asterionella; b. Coleochaete; c. Gyrosigma; d. Gomphonema.*

limitantes, esenciales o importantes para el desarrollo del perifiton, incluyen el tipo de agua (lenítico o lótica), la disponibilidad de luz, la transparencia y la turbidez; el tipo de sustrato (condición del mismo, localización, profundidad, tipo y disponibilidad); los movimientos del agua, corrientes y velocidad; pH, alcalinidad y dureza; nutrientes (nitrógeno, fósforo, sílice y carbono); y otros materiales disueltos (por ejemplo, calcio y azufre); metales y metales trazas (hierro, cobre, cromo, boro, vanadio y selenio); y otras variables fundamentales como temperatura, salinidad, oxígeno y CO_2 (Hutchinson, 1975; Wetzel, 2000). A continuación se describe el efecto en el desarrollo del perifiton de las variables más comunes.

Temperatura: es un factor obvio para el desarrollo de la mayoría de los organismos. Temperaturas cercanas al punto de congelación son tan limitantes para la vida en el agua como también lo son las aguas termales, algunas de las cuales pueden tener 45 °C o más. En zonas templadas, este factor crea ciclos muy marcados de productividad, siendo alta durante primavera, verano y otoño, pero muy baja en invierno. Durante esta época disminuyen las horas de sol y las temperaturas

e



f

g

h

Figura 15.1 (continuacion)
e. Oedogonium; f. Microcystis; g. Monostyla; h. Chironomidae.

Fuente: tomada de Moreno, 1989.

inferiores a 0 °C reducen al mínimo la actividad metabólica de los organismos.

Gessner (1955), quien trabajó por varios años en el trópico americano, encontró *Hildebrandia* a 2.000 msnm de altura en las cabeceras del río Orinoco, pero no a 3.600 msnm, como tampoco en bajas alturas tropicales donde la temperatura excede 25 °C. En el trópico, la temperatura no es, pues, un factor limitante para la mayoría de las especies, a no ser que se trate de aguas termales o lagos en partes muy altas de las montañas, donde la temperatura permanece cerca al punto de congelación. Moreno (1989), trabajando con sustratos artificiales en tres embalses del Oriente antioqueño, donde la temperatura a lo largo del año varía entre 20 y 25 °C, encontró 105 taxones de perifiton, de los cuales 95 eran algas y los demás protozoos, rotíferos y algunas larvas de insectos.

Luz: en el trópico, donde se dispone de más o menos la misma cantidad de luz a lo largo del año (12 horas en promedio), este factor sólo podrá ser limitante en las zonas profundas de lagos y embalses, donde no llega, y en orillas de lagos y ríos muy sombreados. La mayoría de las especies de algas están adaptadas para vivir bajo una buena intensidad de luz. En zonas templadas, durante el invierno, su desarrollo es mínimo, ya que los lagos se sellan con una capa de hielo que impide el paso de los rayos solares.

En los embalses tropicales, en los que por lo regular la turbiedad es alta y la visibilidad baja (2,0 a 4,0 m en promedio), la producción perifítica se concentra básicamente

en los primeros metros. Solo pocas especies, como *Hildebrandia*, pueden encontrarse a considerables profundidades.

Por otro lado, las diatomeas, en general, parecen no ser afectadas por las variaciones de luz; en cambio, las clorofíceas sí requieren buena cantidad para su desarrollo. Esto se explica porque los cloroplastos son capaces de utilizar mejor la longitud de onda roja, mientras que los pigmentos pardos o rojos emplean mejor la longitud de onda verde. Por tanto, a mayor profundidad solo podrán vivir mejor adaptadas las algas rojas y pardas. Las algas verdeazules también pueden sobrevivir en zonas profundas, debido a un incremento de ficoeritrina.

Estudios a lo largo de diferentes ríos han demostrado cambios en la estructura de las comunidades de perifiton a medida que se pasa de zonas soleadas a zonas de sombra, provocados principalmente por la vegetación.

Nutrientes: los fosfatos, los nitratos y el sílice son, sin duda, factores limitantes para el desarrollo de las algas. Es bien conocido el hecho de que ciertas algas, principalmente las clorofíceas, se desarrollan muy bien en zonas cercanas a descargas de aguas negras en ríos, lagos y lagunas. También en estas zonas se desarrollan bien las cianoprocariotas.

Es común observar a lo largo de ríos y corrientes masas de algas verdes que se desarrollan sobre vegetación, rocas y troncos caídos. Esto, sin duda, es un índice de contaminación orgánica provocada por descargas de aguas negras o por nutrientes provenientes de campos de cultivo o zonas en vía de erosión.

pH: es uno de los factores que más interviene en el desarrollo del perifiton. Ecosistemas como las turberas, donde puede alcanzar valores hasta de 4,0 o menos por la cantidad de ácidos húmicos que allí se producen, son muy poco productivos y el perifiton carece de importancia en estos lugares. Las algas que mejor se desarrollan son las desmidiáceas, que precisamente indican el tipo de ambientes. En pH básicos es donde mejor se desarrollan las comunidades de perifiton, ya que bajo estas condiciones los nutrientes están más disponibles, al igual que los carbonatos y bicarbonatos.

El sustrato: como ya se mencionó, existe cierta tendencia a la preferencia de comunidades de perifiton por determinados sustratos, ya sea rocas, plantas o lodo. La razón para ello no es suficientemente clara, pero es posible que tenga que ver con la naturaleza química del agua, el grado de rugosidad del sustrato y las estructuras adaptativas de adhesión que poseen los organismos que allí viven. Por ejemplo, el perifiton que se desarrolla en los rápidos de los ríos está compuesto básicamente por algas que poseen tallos o pedúnculos mucilaginosos que les permiten adherirse con fuerza a las rocas o troncos, para no ser arrastradas por la corriente.

De acuerdo con lo anterior, el perifiton se desarrollará mejor en sustratos que le ofrezcan estabilidad y donde la acción de las corrientes sea mínima. Incluso, en algunos casos, el tipo de sustrato, más que la intensidad lumínica o los nutrientes, es el factor limitante en la producción de esta comunidad. Se ha encontrado mayor producción en rocas que en superficies limosas o arenosas.

Movimientos del agua: los movimientos del agua, es decir, velocidad de la corriente, acción del oleaje, corrientes y circulación (en lagos) afectan el crecimiento y la producción del perifiton. Este efecto puede ser benéfico o inhibidor, dependiendo de la fuerza y dirección del movimiento. El movimiento del agua renueva continuamente materiales esenciales y productos metabólicos.

Muchos atribuyen a este factor la mayor producción del perifiton en los sistemas lóticos que en los lenticos. Desde aproximadamente la década del cincuenta se estableció que existe una zona definida de agotamiento alrededor de las células, que llega a ser limitante para ellas. El flujo del agua sirve para disminuir esta zona de agotamiento, pues contiene nutrientes esenciales y otros iones que pueden establecerse alrededor de las células y que facilitan la fotosíntesis activa y la respiración. Cuando se incrementa la velocidad del agua que baña estas células, disminuye el grueso de la capa de agotamiento (Wetzel, 2000).

La velocidad del agua no solo afecta la producción, sino que también afecta a unos organismos más que a otros. De hecho, algunas asociaciones de especies no son afectadas tanto por el movimiento mecánico del agua, sino por el contenido de oxígeno que ella aporta y por sus fluctuaciones. La velocidad afecta también la adhesión de los organismos al sustrato. Bajo condiciones de velocidad moderada a rápida, únicamente las diatomeas que crecen adhiriéndose mediante cojines mucilaginosos o talos del mismo tipo pueden soportar el disturbio que representa esta variable. Por ello, en ríos y sistemas lóticos en general, las agrupaciones más densas de perifiton se presentan en áreas protegidas, de poca agitación, y a lo largo de las orillas y bancos. Además, las posibilidades de adhesión de las micropoblaciones perifíticas se ven también afectadas por los movimientos del agua, pues estos afectan la solubilidad y la disponibilidad de sustancias disueltas como el oxígeno, el dióxido de carbono y los nutrientes, al igual que la temperatura, la turbidez y la transparencia (Wetzel, 1979).

La alta velocidad de la corriente o la acción del oleaje inhiben el crecimiento del perifiton por su acción de lavado, aunque algunas especies filamentosas de microalgas requieren de estas altas velocidades. Íntimamente asociada a este factor se halla la acción abrasiva y la turbidez causadas por las partículas transportadas por el agua cuando la velocidad es alta. El tipo de sustrato complica este efecto, pues cuando el perifiton crece sobre una superficie arenosa es más susceptible de ser lavado, aun a bajas velocidades, que cuando crece sobre un sustrato rocoso y rugoso. Sin embargo, cuando las piedras son pequeñas, también son muy susceptibles a los efectos de la corriente, pues son arrastradas por el fondo del lecho; cuando esto ocurre, muchas de las micropoblaciones perifíticas son dañadas parcial o definitivamente. Por el contrario, el perifiton que crece sobre objetos fijos sufre poco este efecto. En áreas de poco flujo, la producción y la biomasa son más altas.

Métodos de estudio del perifiton

El estudio del perifiton ha recibido atención desde hace varias décadas (Fritsch, 1931; Godward, 1934; Ruttner, 1975). Wetzel (1983) recopila 41 trabajos presentados durante el primer congreso internacional sobre perifiton realizado en Suecia, de los cuales 7 están dedicados a las diferentes metodologías empleadas en su estudio. Estas van desde simples análisis cualitativos hasta estudios de cuño ecológico y análisis con radioisótopos.

Diferentes metodologías están ampliamente explicadas en Schwoerbel (1980). Los estudios pueden realizarse sobre sustratos naturales o artificiales.

Sustratos naturales

Un método simple de estudio consiste en raspar con la punta de una navaja y en un área conocida (por ejemplo 2 cm^2) un sustrato colonizado por perifiton. El material recolectado se lleva al laboratorio, se identifica y se cuenta. De esta manera se puede determinar el número de individuos por unidad de área, así como también la estructura y composición de la comunidad. El área se puede determinar colocando sobre la superficie del sustrato la boca de un frasco al cual se ha medido previamente su diámetro. Por medio de este método también se puede determinar la biomasa producida por unidad de área. Un método más realista implica la medición exacta del área de fijación.

Con el fin de que la muestra sea lo más representativa posible, se repite el mismo procedimiento en distintos tipos de sustratos (rocas, troncos, cieno), tomando al menos tres réplicas de cada sitio.

Con el estudio de perifiton en un ensamble natural se puede determinar no solo la

producción del ecosistema, sino también su estado de eutrofización y los efectos que una fuente de contaminación puede causar en él. La razón de esta última aproximación parte del efecto que causa la contaminación en la reducción de las especies sensibles y en la abundancia de especies tolerantes, lo que en definitiva se refleja en la estructura de la comunidad.

Sustratos artificiales

Numerosos estudios se han realizado con el fin de determinar el proceso de colonización del perifiton en sustratos artificiales. Como sustratos artificiales se han utilizado con mayor frecuencia láminas de vidrio (raspadas o no), de eternit, de plástico y de madera. Algunos de estos estudios han tenido como objetivo su aplicación a la piscicultura (Moreira da Silva, 1979), a la evaluación de la calidad del agua y, en otros casos, a la evaluación del potencial de productividad en embalses dedicados a la producción de energía eléctrica (Moreno, 1989).

Una recomendación indispensable a este respecto es que se requieren estudios preliminares para escoger el tipo de sustrato, el número de réplicas, el grado de rugosidad, la posibilidad de remoción del material, la localización (en el sedimento, entre las macrofitas o junto a ellas, etc.), la posición, sobre todo en el caso de usarse láminas de cualquier tipo (horizontal, vertical u oblicuo), y el tiempo de exposición.

La duración de la exposición del sustrato varía con el tipo de ambiente, la región geográfica, las características del agua, la época del año y, en especial, con el tipo de problema que se pretende resolver. El tiempo de colonización inicial del ensamble perifítico variará desde pocos días hasta una semana. Estudios sucesionales requieren un período más largo, dependiendo del tipo de sustrato. Estudios de colonización por bacterias y hongos necesitan pocos días, pues estos organismos tienen tiempos de generación muy pequeños y son pioneros en ambientes ricos en materia orgánica. Los estudios referidos a poblaciones animales, por ejemplo, formas juveniles de insectos acuáticos asociadas al perifiton, requieren varios meses, pues estos organismos son consumidores de algas o depredadores de otros organismos perifíticos. Para estudios de biomasa y producción, el tiempo ideal varía entre 30 y 90 días (Schwarzbold, 1990).

En el caso de las réplicas es común considerar que láminas de vidrio tipo portaobjetos puestas conjuntamente en un contenedor son réplicas una de la otra. Estadísticamente, las réplicas han de ser independientes, por lo que será necesario poner de forma simultánea una "copia" del aparato con el mismo número de láminas y, en el momento del muestreo, recoger aleatoriamente el mismo número de láminas de cada contenedor.

Algo similar sucede con respecto a la retirada aleatoria de las láminas (igual pasa en los conteos al microscopio cuando se usa la técnica de campos aleatorios). "Escoger" caprichosamente cualquier lámina no cumple las condiciones de aleatoriedad. Se requiere marcar previamente las placas y mediante una tabla de números aleatorios o con la tecla RAM de las calculadoras o cualquier otra técnica recomendada y probada, "escoger" las láminas por retirar. Esta recomendación se basa en que los seres humanos no somos aleatorios, pues tenemos preferencias inconscientes que sesgan los resultados.

Moreira (1979) trabajó con polietileno como sustrato artificial. En este estudio se encontró que las clorofíceas, las cianofíceas y las diatomeas fueron los grupos predominantes, correspondiendo un mayor porcentaje a las diatomeas. En cuanto a los demás componentes del perifiton, dominaron las bacterias, los hongos, los protozoos, los rotíferos y los microcrustáceos. Dicho autor halló que peces como la tilapia *(Sarotherodon niloticus)* se alimentaban del perifiton producido, pero no se incrementaba significativamente la productividad de estos. Solo con una fertilización de los estanques se observaba una mayor productividad de perifiton, y por consiguiente, de peces. El autor concluye que la productividad de peces en estanques alimentados con perifiton, sin abonar el agua, es comparable a la proporcionada por el plancton como alimento natural.

El estudio realizado por Moreno (1989) en tres embalses del Oriente antioqueño fue pionero en Colombia. Su objetivo era conocer los cambios experimentados en composición, cantidad y biomasa del perifiton a medida que transcurría el tiempo de colonización en sustratos artificiales. El autor utilizó un tipo de muestreador basado en el modelo de Lucey *et al.* (1987) (véase figura 15.2).

En la zona litoral de la laguna de Chingaza, ubicada en el parque del mismo nombre, Donato *et al.* (1996) estudiaron mensualmente durante un año esta comunidad. Como sustrato utilizó placas acrílicas de 12 × 5,5 cm colocadas verticalmente, en pares, en varias estaciones de muestreo. Una vez transcurridas dos semanas fueron removidas y analizadas. Se registraron 62 taxones, entre los cuales los grupos dominantes fueron las diatomeas y las desmidiáceas. Se hallaron variaciones significativas tanto temporales como espaciales. La dinámica del ensamble estuvo afectada principalmente por los factores pluviosidad y nivel del agua. Los organismos hallados corresponden a aguas altamente oligotróficas, como es característico de sistemas de páramo.

Montoya (1998) colocó láminas de vidrio, rectangulares y lisas (tipo portaobjetos de microscopio), en la zona de ritral del río Medellín. El ensamble dominante estuvo constituido especialmente por diatomeas y algas verdes indicadoras de las condiciones oligotróficas de esta zona del río.

Sierra y Ramírez (2000) utilizaron también láminas de vidrio, rectangulares y lisas, como sustrato en la presa del embalse La Fe. Cada una de las placas del conjunto fue colocada verticalmente en un contenedor de acrílico, durante dos meses, a cuatro profundidades y en dos períodos contrastantes: lluvia y sequía. Se investigaba la magnitud de la variación temporal de los materiales orgánico e inorgánico netos, la biomasa neta y la productividad. Para ello, cada semana se colectaba información sobre las variables mencionadas, además de información física y química básica a las profundidades elegidas. El material inorgánico neto, la biomasa neta y la productividad solo mostraron diferencias significativas entre muestreos. Los cambios en la producción se relacionaron positivamente con los de biomasa. Solo hacia el final del tiempo de exposición de los sustratos se presentó biomasa vegetal detectable. Posiblemente la cercanía de la estación elegida al sitio de bombeo (pues se trata de un embalse en que el agua es impulsada desde una fuente baja utilizando energía hidroeléctrica), además de generar altas tasas de sedimentación, pudo producir un ambiente fluctuante con corrientes internas que incidieron en las pérdidas de biomasa por desprendimiento mecánico y fricción del material particulado sobre las placas. De esta manera, debido a la frecuencia e intensidad del disturbio representado por este material, el ensamble perifítico se mantuvo siempre en la fase inicial de colonización por bacterias.

Fijación, identificación y conteo del perifiton

Antes de colectar el material, deben efectuarse muestreos previos, no solo para escoger las estaciones de muestreo, sino para escoger el método de conteo, el número de réplicas, el área mínima de muestreo y, si es preciso, la técnica de remoción del material perifítico. Basados en estas visitas previas, se ha concluido que el mejor método de trabajo es *in situ*. Generalmente, este tipo de método debe ser preferido a aquellos que implican remoción del material o colocación de sustratos de algún tipo (Bicudo, 1990).

La preservación es función del método de conteo por utilizar. La solución fijadora ideal es aquella de fácil obtención y que no altera las estructuras internas ni externas del organismo; esta solución no existe, pero algunas se acercan más a los requisitos exigidos que otras. Los fijadores usados para el perifiton son, en su mayoría, los mismos que se utilizan para el fitoplancton, esto es:

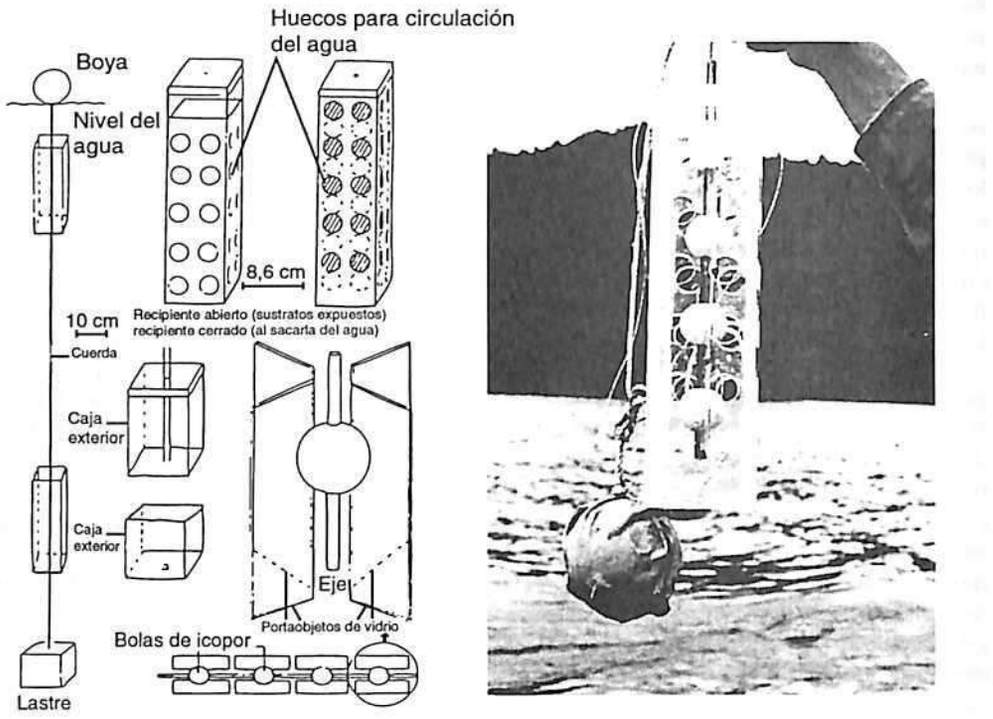


Figura 15.2 Muestreador para perifiton. *a.* Esquema (modificado de Lucey *et al.*, 1987); *b.* foto del muestreador en el campo.

formalina al 3 o 4% o FAA (formol, alcohol, ácido acético) para conteos en membrana de filtro o cámaras de Sedgwick-Rafter, o KI-I_2 acidificado para conteos en cámaras de sedimentación de Utermohl. Para los conteos *in situ* se ha empleado más la formalina al 3 o 4%. Sin embargo, se recomienda, siempre que sea posible, el examen de la muestra fresca para facilitar el reconocimiento de algunas especies que pueden ser perjudicadas por la fijación, como algas muy pequeñas y además frágiles. Se recomienda, además, prestar atención a las condiciones particulares de cada investigación, pues un método puede ser adecuado para una condición, pero inadecuado para otra (Bicudo, 1990).

Respecto al conteo, puede decirse que no existe uniformidad. Las diferencias se refieren principalmente a si el material va a ser cuantificado *in situ* o removido del sustrato. En el caso del material removido, el conteo se lleva a cabo de la misma manera que en el fitoplancton, es decir, contando en cámaras de Utermohl mediante transectos o mediante campos aleatorios. Se recomienda esta última técnica complementada con la elección de un área mínima obtenida mediante una curva de estabilización. Los resultados del conteo pueden expresarse en términos de densidad numérica o biomasa (por el método del biovolumen usado en el fitoplancton), dependiendo del problema que pretenda resolver la investigación (Bicudo, 1990).

Una exigencia mínima, no solo para el fitoplancton sino también para el zooplancton y el perifiton, es que el material colectado debe ser bien identificado antes de ser contado, con dibujos o fotografías de los taxones encontrados. De esta manera, las posibles fallas en la identificación podrá remediarlas alguien experimentado. Debe evitarse, en la medida de lo posible, copiar dibujos de otros autores, a menos que sea imposible hacerlo con las especies halladas. En el caso del perifiton, un problema adicional, sobre todo en el material proveniente de raspados, es la cantidad de material orgánico presente. Esta dificultad puede atenuarse agregando a las muestras una gota de ácido clorhídrico o de NaOH.

Importancia del perifiton en la productividad de los embalses

La investigación de Moreno (1989) evidenció cómo se puede incrementar la productividad de los embalses mediante el uso de sustratos artificiales. Se han propuesto los sustratos artificiales, ya que los naturales, como la vegetación de orilla, las rocas y el limo, están sujetos a las fluctuaciones del nivel del agua, por lo que la productividad en estas condiciones no sería constante. Además, tomaría tiempo la colonización de nuevos sustratos y quedaría sumergido en las profundidades el perifiton ya formado, una vez suba el nivel del agua.

La teoría consiste en que los embalses reciben, por medio de sus afluentes, una determinada carga de nutrientes que el solo fitoplancton no alcanza a disipar. El incremento de sustratos hace que las algas perifitas utilicen estos nutrientes, incrementándose de esta manera la productividad, sin tener que fertilizar el agua. La fertilización aumentaría la productividad, pero crearía más condiciones críticas de anoxia en el fondo, lo que sería incompatible con el uso para el cual fueron diseñados los embalses.

Muchas especies de peces en el trópico son consumidoras de perifiton, por lo que podría incrementarse su producción en los embalses utilizando sustratos artificiales como fuente alternativa de alimento.

En medios naturales como ciénagas y planicies inundables, la base alimenticia de muchos peces depende del perifiton. En las ciénagas del centro y norte de Colombia, especies de peces como el bocachico *(Prochilodus reticulatus magdalenae)* y el coroncoro *(Pseudoancistrus sp., Ancistrus* sp. y *Laciancistrus* sp.) se alimentan de perifiton y constituyen, en gran parte, la base alimenticia y económica de miles de personas de la región.

En las épocas de lluvia se inundan las planicies, por lo que la hierba y la vegetación inundada sirven de sustrato para el perifiton. Esta es la época en la cual los peces engordan y maduran sexualmente, cuando llega el verano y baja el nivel de las aguas, migran agua arriba para desovar. Este es un aspecto que aún requiere mucha investigación, ya que los ciclos de vida de las especies que entran en este proceso migratorio son poco conocidos. Parte de estas observaciones han sido sustentadas por Victoria y García (1983).

El perifiton como indicador de la calidad del agua

Los ensambles algales, al igual que las demás agrupaciones acuáticas, reflejan en alto grado la calidad del medio en el cual viven. Desde hace varios años, algunos autores han propuesto el estudio de las algas como indicador de la calidad del agua. Patrick (1949, 1950) propuso un sistema de clasificación de corrientes, de acuerdo con el tipo de organismos que viven en ellas, siendo las algas uno de los grupos principales en esta clasificación. Palmer (1977) esbozó una clasificación de las algas de agua dulce de acuerdo con el tipo de agua donde habitan y su forma de vida. Así, habla de algas de aguas limpias y de aguas contaminadas; algas que causan sabor y olor en el agua; algas planctónicas de lagos y embalses; y algas adheridas a superficies. Dicho autor considera por lo menos 42 especies de algas que crecen adheridas a sustratos acuáticos. Estas algas pueden ser ramificadas y poseen estructuras especiales para adherirse a la superficie del sustrato sobre el cual crecen. Entre las algas filamentosas ramificadas están las algas verdes *Cladophora*, *Pithophora*,

Chaetophora, Stigeoclonium, Draparnaldia, Bulbochaete, Chara y *Nitella*. La especie *Cladaphora glomerata* es un alga que crece en corrientes de agua rápida y tiene amplia distribución por todo el mundo. En muchos lagos que presentan sustratos rocosos en sus orillas, el alga *Cladophora* desarrolla extensas masas sobre las superficies. El desarrollo masivo de *Cladophora* también está asociado a contaminación por materia orgánica.

Entre las algas filamentosas no ramificadas están *Spirogyra, Oedogonium, Microspora* y *Ulothrix*. Algunas diatomeas como *Achnanthes, Gomphonema* y *Cymbella* poseen tallos o tubos gelatinosos.

Diferentes estudios sobre la relación del perifiton y la calidad física y química del agua de los ríos concluyen que, al igual que otras agrupaciones, algunas algas perifitas se desenvuelven mejor en medios oligotróficos y otras en medios eutróficos.

La contaminación química impide el desarrollo de la mayoría de las algas, siendo las más tolerantes *Oscillatoria* y *Characium*. Por el contrario, algas como *Achnanthes pinnata, Ceratoneis arcus, Diatoma hiemale, Cosmarium, Fragillaria* y *Dictyosphaerium*, se desarrollan bien en medios oligotróficos y oxigenados.

Entre las algas que se desarrollan en medios eutrofizados figuran *Navicula cryptocephala, N. radiosa, N. gracilis, Amphora ovalis, A. perpusilla, Nitzschia hungarica, N. acicularis, N. palea, Melosira varians, Microspora, Achnanthes lanceolata, Gomphonema parvulum, Scenedesmus, Oedogonium* y *Chlamydomonas*.

Watanabe (1985) lista también algunas algas perifitas propias de medios alcalinos y bien oxigenados, entre las cuales están: *Gomphonema intricatum, Cymbella affinis, C. minuta, Cocconeis placentula, Navicula gracilis, N. cryptocephala, G. olivaceum, G. parvulum, G. tenellum, Amphora perpusilla, Achnanthes lanceolata, A. minutissima* y *A. delicatula*.

Por último, el mismo autor agrupa en un punto intermedio algas como *Cyclotella meneghiniana, Ceratoneis arcus, Euglena, Gomphonema truncatum, Merismopedia, Selenastrum, Characium, Closterium, Dictyosphaerium* y *Navicula*.

El método de los indicadores biológicos producirá información más exacta, a medida que se conozcan mejor las especies propias del neotrópico. Sin embargo, las algas son, por lo regular, muy cosmopolitas, por lo que las anteriormente citadas podrían suplir en buena parte la información requerida, mientras se realizan estudios más detallados acerca de las que habitan en nuestro medio.

16
El ensamble zooplanctónico

Zooplancton es un término aplicado a un grupo de animales que tiene como hábitat principal la columna de agua. Durante mucho tiempo, las investigaciones sobre zooplancton se centraron principalmente en su taxonomía. Hoy día están comenzando los trabajos orientados hacia la ecología y la producción, aunque para el neotrópico estos estudios aún son incompletos.

Aspectos ecológicos del zooplancton

El zooplancton está conformado por todos los organismos microscópicos de origen animal que flotan libres en el agua, principalmente protozoos, rotíferos y microcrustáceos (cladóceros y copépodos).

La riqueza de especies del zooplancton, al igual que su densidad en los ecosistemas naturales es menor en comparación con el fitoplancton. Según Margalef (1983), la baja diversidad de animales en las aguas continentales se debe, quizá, a lo efímero de estos ecosistemas. En contraste, el mar alberga más diversidad, lo cual está asociado a una mayor estabilidad y antigüedad de dicho ecosistema.

Como sucede con otros grupos, los pocos organismos zooplanctónicos existentes en las aguas continentales presentan algún rasgo típico de adaptación. Por ejemplo, protozoos y rotíferos son más pequeños y menos longevos que los cladóceros y copépodos. También se relacionan con sus características genéticas y demográficas. Así, los rotíferos y cladóceros se multiplican rápidamente por vía sexual cuando las condiciones son favorables, poseen poca movilidad y son omnívoros.

La plasticidad es otro rasgo de adaptación muy marcado, especialmente en los cladóceros, los cuales pueden cambiar su apariencia morfológica a lo largo del año. Este fenómeno se conoce como *ciclomorfosis*.

El período de vida de los rotíferos y cladóceros es corto, de pocos días o semanas. En cambio, los copépodos viven más tiempo, de semanas a meses, y poseen mayor poder de locomoción, lo que se manifiesta en sus migraciones verticales al ritmo de la luz y la oscuridad.

En los copépodos, las larvas son muy diferentes de los adultos, por lo que cambia considerablemente, tanto su morfología como su régimen alimenticio. Por lo regular, las formas jóvenes son micrófagas; en cambio, los adultos tienen hábitos depredadores. Así, agua rica en fitoplancton favorece más el desarrollo de cladóceros y rotíferos que de copépodos.

En general, se calcula que los copépodos pueden representar entre el 35 y 50% de la biomasa del zooplancton; sin embargo, su participación en la producción secundaria es relativamente menor, por poseer ciclos de

vida más largos que los rotíferos y cladóceros (Margalef, 1983). Los cladóceros suelen superar en biomasa a los rotíferos, ya que estos últimos solo dominan bajo condiciones muy eutróficas.

El estudio del zooplancton se ha realizado tradicionalmente mediante el uso de redes de plancton de 50 a 60 µm de apertura. También se han usado redes entre 200 y 500 µm, con el fin de capturar selectivamente organismos de mayor tamaño.

Según Margalef (1983), el uso de redes presenta el inconveniente de integrar poblaciones distribuidas en volúmenes extensos de agua. Por esta razón, cuando el plancton tiene mucha densidad, es mejor tomar muestras al azar de 10 a 20 L y filtrarlas a través de una malla fina, con el fin de obtener muestras más confiables.

Estudios sobre zooplancton en el neotrópico

Los estudios de zooplancton en el neotrópico aún son escasos; Brasil es el país que más ha trabajado en este campo; se destacan los llevados a cabo en la Universidad de São Carlos, sobre cladóceros y rotíferos (Rocha y Tundisi, 1976; Tundisi, 1986; Brandorf *et al.*, 1982, entre otros). Villalobos (1994) hace un estudio del zooplancton con énfasis en Daphnia en lagos de Suramérica.

En Venezuela vale la pena mencionar los trabajos de Brehm (1956), Vásquez y Sánchez (1984), Vásquez (1984) y Brehm (1956).

En Colombia deben destacarse los trabajos de Stingelin (1914), Pearse (1915), Páramo y Pinilla (1996), Alvarado y Pinilla (1977), Páez (1977), Flórez (1978), Saavedra (1984) y Gaviria (1988).

Principales grupos taxonómicos de zooplancton

En la mayoría de los ambientes acuáticos, el zooplancton está conformado por protozoos, rotíferos y crustáceos. También es frecuente reportar dípteros de la familia Chaoboridae *(Chaoborus)*, aunque, en el neotrópico, adquieren cierta importancia solo en las regiones más cálidas. Ramírez *et al.* (1989) reportaron *Chaoborus sp.* por primera vez para Colombia en las represas de Hidroprado y El Peñol. La represa de Hidroprado es muy eutrofizada; en ella se presentan activas migraciones de *Chaoborus* en los ciclos día-noche. También en el zooplancton es común encontrar larvas de insectos como odonatos, hemípteros, dípteros y coleópteros, entre otros.

A continuación se describen los grupos más representativos del zooplancton en nuestro medio (véase figura 16.1).

Protozoos

Estos organismos pueden llegar a dominar en algunos lagos, aunque la mayor parte de la biomasa en casi todas las épocas está conformada por los rotíferos, cladóceros y copépodos. Raras veces se incluye el estudio del zooplancton del agua dulce, por lo que se considera que es un grupo relativamente poco tratado por los limnólogos. Este descuido se debe a las dificultades en la recolección e identificación de dichos organismos.

Los protozoos se dividen en tres grupos: *flagelados* (mastigóforos), *ciliados* y *sarcodinos* (ameboides). Los flagelados, por poseer en su mayoría cloroplastos (*Euglena*, *Trachelomonas*, etc.), generalmente son tratados como las algas, por lo que el grupo queda reducido a sarcodinos y ciliados.

Los sarcodinos se denominan también *sarcodarios rizópodos* y pueden ser desnudos y tecados. Ambas formas se caracterizan por emitir pseudópodos como medio de locomoción y alimentación. Su reproducción es asexual y ocurre por fisión binaria. Las formas tecadas generalmente forman burbujas de gas que les facilitan contrarrestar la propensión al hundimiento ocasionada por el peso de la teca. Los organismos hallados con más frecuencia son *Arcella*, *Difflugia* y *Centropyxis*.

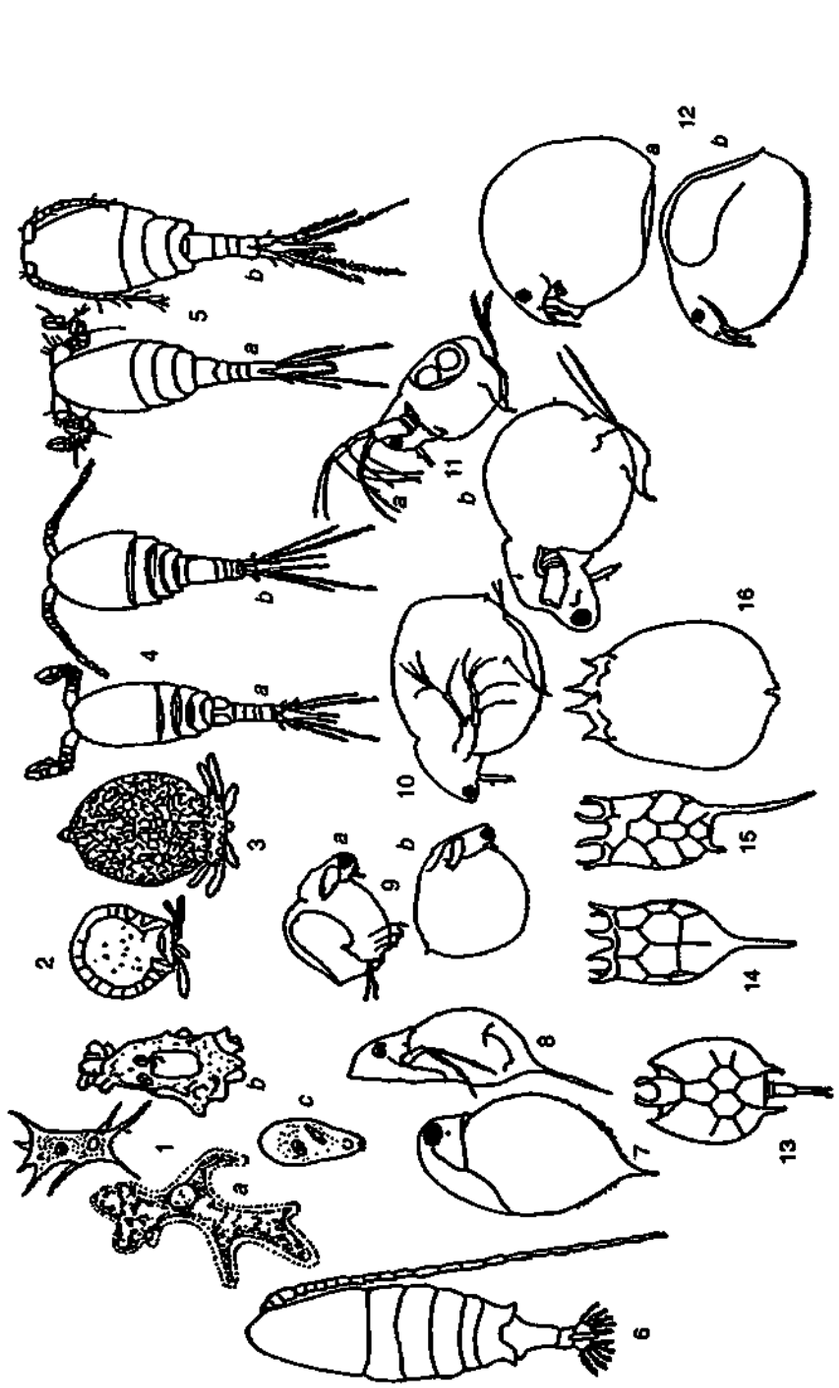


Figura 16.1 Algunos representantes del zooplancton. 1. *a-d, Amoeba*; 2. *Arcella*; 3. *Difflugia*; 4. *a-b, Thermocyclops*; 5. *a-b, Mesocyclops*; 6. *Diaptomus*; 7. *Daphnia pulex*; 8. *Daphnia dubia*; 9. *a-b, Ceriodaphnia*; 10. *Moinodaphnia*; 11. *a-b, Moina*; 12. *a-b, Chydorus*; 13. *Platyias*; 14. *Keratella cochlearis*; 15. *K. tropica*; 16. *Brachionus*.

Fuente: tomada de Scendacs y Kubo (1982); Needham (1978).

Los ciliados son protozoos más avanzados, por poseer un núcleo y un micronúcleo de funciones vegetativa y reproductiva respectivamente, un medio de locomoción rápido como son los cilios y reproducción tanto asexual (fisión binada transversal) como sexual (conjugación), entre otros atributos. Son generalmente los protozoos más frecuentes en el zooplancton. Toleran bajas concentraciones de oxígeno e incluso anoxia, por lo que pueden vivir en aguas contaminadas y ricas en materia orgánica (González, 1988). Algunos ciliados como *Nassula* ayudan a controlar las poblaciones excesivas de *Oscillatoria* (Margalef, 1983; Esteves, 1988, 1998).

Rotíferos

Es un grupo que exhibe gran diversificación en agua dulce, pues su origen es precisamente dulceacuícola y muy raras veces se halla en ambientes marinos. La mayoría de rotíferos son planctónicos; han sido considerados una clase de Asquelmintos y actualmente, como un filo aparte (Rotatoria). El cuerpo de estos animales está cubierto por una cutícula delgada y lo conforman tres zonas ligeramente diferenciadas: cabeza, tronco y pie. En la cabeza, la región oral está rodeada por una o dos coronas de cilios que sirven para la locomoción y la captura del alimento. En ella se sitúan también órganos retráctiles y ópticos. En el tronco se encuentran los órganos digestivos, excretores, reproductores y parte del sistema nervioso. En el tronco se halla, en la región anterior del tubo digestivo, el *mástax* u *órgano masticador* en forma de bolsa. El pie es la parte del cuerpo que se prolonga más allá del ano y que presenta generalmente dos dedos cónicos y glándulas que segregan sustancias adherentes.

Se desplazan en línea recta, con movimientos rotatorios del cuerpo, o a saltos en algunos casos. Su alimentación es omnívora (incluso caníbales).

Se clasifican generalmente con base en su sistema reproductivo: los que poseen un solo ovario se ubican en la clase Monogonta, y los que presentan dos, en Dinogonta. En la primera se encuentran las especies más conocidas: *Polyarthra, Keratella, Brachionus, Platyas, Lecane, Euchlanis;* en la segunda clase, los géneros planctónicos son muy reducidos; figuran principalmente *Adineta, Rotaria* y *Phylodina* (González, 1988).

En los lagos tropicales no se ha hallado una relación precisa entre los rotíferos planctónicos y el nivel trófico de los lagos y pueden encontrarse en cualquier ambiente, independientemente del nivel trófico (Esteves, 1988, 1998). Sin embargo, algunos de ellos, como el género *Brachionus*, resisten pH elevados y aguas abundantes en calcio, cloruros, sulfatos y carbonatos, por lo que se han tomado como indicadores de aguas altamente eutrofizadas (Ávila, 1973; Pennak, 1978; Ramírez, 1987; Estrada, 1995; Ramírez y Díaz, 1996-1997). Este género es especialmente diversificado en las aguas tropicales.

Los rotíferos en general presentan ciclomorfosis y cubren en el plancton el nicho de los pequeños filtradores. Su capacidad migratoria es reducida, por lo que se considera que su distribución vertical es homogénea. Se reproducen asexualmente por partenogénesis y sufren desarrollo directo a partir de un huevo. Son generalmente dioicos y, en la mayoría de los casos, presentan dimorfismo sexual con los machos más pequeños que las hembras. También pueden presentar reproducción sexual.

Los géneros más comunes hallados han sido: *Keratella, Polyarthra, Brachionus, Lecane, Euchlanis, Asplachna, Platyias, Testudinella, Filinia, Adineta, Trichocerca, Rotaria* y *Phylodina* (Roldán y Ruiz, 2001).

Cladóceros

Pertenece a la subclase Branchiopoda. En general, se han denominado *pulgas de agua* y son predominantemente dulceacuícolas, aunque existen unas pocas formas marinas. Abundan en la zona litoral de los lagos, pero también están ampliamente representados en el plancton.

Se caracterizan por una caparazón quitinosa que recubre y protege la cabeza y el cuerpo. Poseen, además, un posabdomen que aloja el final del tubo digestivo y es de importancia taxonómica. Su cuerpo es transparente sin segmentación evidente. En la cabeza tienen un ojo compuesto de numerosas facetas, así como también un ocelo localizado en posición ventral con respecto al ojo compuesto. Presentan dos tipos de antenas: las llamadas *primeras antenas* o *anténulas*, no segmentadas y con función sensorial, y las *segundas antenas*, más robustas, segmentadas y de función principalmente locomotora. Los cladóceros tienen cinco o seis pares de patas toráxicas, aplanadas y con gran cantidad de sedas y pelos que usan principalmente en la captura del alimento. La piezas bucales están constituidas por un par de mandíbulas quitinosas, un par de maxílulas, un par de maxilas y un labrum central que cubre las piezas bucales.

Se reproducen partenogenéticamente por desarrollo directo a partir de un número variable de huevos (de 1 o 2 hasta 40). También poseen uno o varios períodos de reproducción sexual. Presentan dimorfismo sexual, ciclomorfosis evidente y gran capacidad migratoria (González, 1988). Son filtradores al igual que los rotíferos, y se considera que en aguas eutróficas hay más cladóceros y rotíferos que copépodos, puesto que hay formas fitoplanctónicas más pequeñas que facilitan la filtración (Margalef, 1983). No toleran variaciones bruscas de oxígeno.

Entre los géneros hallados se encuentran *Daphnia, Ceriodaphnia, Chydorus, Moina, Diaphanosoma, Bosmina, Moinodaphnia, Bosminopsis* y *Holopedium* (Roldán y Ruiz, 2001; Ramírez, 1996; Vásquez, 2004).

Copépodos

Se presentan tanto en aguas marinas como dulces, donde se distribuyen a nivel litoral, pelágico y bentónico. Forman, con los cladóceros, los organismos más típicos del llamado *plancton de red*.

Tienen cuerpo alargado, más o menos cilíndrico, de color crema o grisáceo, aunque los que viven en altas montañas pueden presentar color rojo o anaranjado intenso, a causa del pigmento carotenoide llamado *astaxantina*, que los protege contra la radiación de onda corta.

Poseen una segmentación evidente: su cuerpo está formado por cabeza, tórax y abdomen. La cabeza se fusiona con el primero o los dos primeros segmentos del tórax, formando, así, el *cefalotórax*. En la cabeza se encuentran: las primeras antenas (muy largas y de función locomotora y sensorial), las segundas antenas (cortas y de función sensitiva igualmente), las mandíbulas, las primeras y segundas maxilas y dos maxilípedos. En cada uno de los segmentos del tórax, diferentes al primero, hay un par de patas natatorias. El abdomen es generalmente corto, casi siempre más angosto que el cefalotórax y tiene en el extremo posterior una estructura birramosa denominada *furca*, de longitud variable, a la que se insertan sedas plumosas.

Los copépodos de vida libre son de tres subórdenes:

Calanoida: filtradores de algas verdes y diatomeas principalmente. Las hembras tienen sus primeras antenas muy largas, que alcanzan hasta la parte posterior del cuerpo. Los machos tienen solamente la antena derecha acodada para abrazar a la hembra durante la cópula. El cefalotórax es mucho más largo que el abdomen. Las hembras presentan un solo saco central con huevos relativamente grandes.

Cyclopoida: no son filtradores; se alimentan de partículas vegetales y animales. Pueden ser carnívoros y atrapar presas mayores que ellos. En las hembras, las primeras antenas son más cortas que el cefalotórax y en el macho ambas están acodadas. El cefalotórax es abultado en la parte media y un poco más largo que el abdomen. La hembra posee dos sacos, uno a cada lado durante la época reproductiva.

Harpacticoida: son generalmente bentónicos; se alimentan de partículas que atrapan o raspan el sustrato donde se encuentran. Las segundas antenas de las hembras son muy

cortas (8 artejos como máximo, mientras que en Calanoida presentan entre 20 y 28, y en los Cyclopoida entre 8 y 18); los machos tienen ambas antenas acodadas. El cefalotórax y el abdomen presentan casi el mismo ancho y longitud. Las hembras poseen un solo saco ovígero.

La reproducción de los copépodos es casi exclusivamente sexual, con excepción de algunos Harpacticoida. Presentan metamorfosis completa: huevo, larva naupliar con tres pares de apéndices y que sufre mudas sucesivas (11 en los calanoides y 10 en los ciclopoides). Los 5 o 6 primeros estadios larvales se denominan *nauplios* y los restantes *copepoditos*, de los que el último es el adulto (Esteves, 1988; 1998, González, 1988).

Los copépodos toleran deficiencias de oxígeno, migran verticalmente en forma diaria y presentan ciclomorfosis en menor grado (Pennak, 1978). Poseen dimorfismo sexual acentuado y se consideran generalmente indicadores de oligotrofia. Gannon y Stemberger (1978) proponen que se utilice la relación cuantitativa entre copépodos calanoides y otros grupos de zooplancton para identificar las diferentes condiciones tróficas (Dussart, 1984; González, 1988). A pesar de ello, en algunos cuerpos de agua de alta eutrofización (laguna del Parque Norte de Medellín), los copépodos del suborden Calanoida *(Arctodiaptomus dorsalis)* son ampliamente dominantes, con los rotíferos del género *Brachionus* (Buitrago, 1998; Gallo, 2001).

Los géneros más abundantes entre los copépodos ciclopoideos son: *Mesocyclops, Thermocyclops* y *Metacyclops;* entre los calanoides están bien representados *Boeckella, Colombodiaptomus* (nuevo género propuesto por Gaviria, 1989), *Arctodiaptomus, Prionodiaptomus, Notodiaptomus* y *Rhacodiaptomus* (Aranguren, 1998; Estrada, 1999; Roldán y Ruiz, 2001).

Entre los harpacticoides son comunes *Attheyella (Chappuisiella), Elaphoidella* y *Maraenobiotus* en aguas superficiales, y *Parastenocaris* en ambientes subterráneos y en musgos acuáticos.

Al igual que en otros campos de la limnología colombiana, el conocimiento de los aspectos taxonómico y ecológico del zooplancton es aún incipiente. Hasta el 2001, Ruiz y Roldán reportaron 98 especies de rotífera (Monogonta y Bdelloida), 53 de cladocera y 59 de copepoda. De ellas, únicamente 27, 24 y 22 especies de rotatoria, cladocera y copepoda respectivamente son consideradas euplanctónicas.

Papel ecológico del zooplancton

El zooplancton constituye una parte esencial en la alimentación de peces y macroinvertebrados acuáticos. Lagos o represas con alta densidad de peces zooplanctófagos poseen cantidades bajas de *Daphnia*, ya que constituye el alimento principal de su dieta; en cambio, se observa un dominio de otras formas de zooplancton más pequeñas como *Bosmina, Ceriodaphnia* y *Chydorus* (Esteves, 1988, 1998). Esto se puede considerar un fenómeno adaptativo de supervivencia derivado del tamaño de la presa. Por otro lado, una baja densidad de peces planctófagos produce un efecto contrario en la población.

Además, los organismos zooplanctónicos son excelentes consumidores de fitoplancton, por lo que el aumento o disminución de biomasa de un lago y las consecuentes alteraciones de oxígeno, nutrientes y pH están en relación directa con estos fenómenos de depredación.

El zooplancton puede, además, modificar la estructura del ensamble fitoplanctónico por medio del consumo diferencial de algunas especies que le son más fáciles de ingerir por su tamaño y forma. En este grupo se encuentran: flagelados *(Cryptomonas)*, diatomeas *(Nitzschia, Cyclotella)*, cloroficeas *(Tetraedron, Oocystis)* y otras. Las cianobacterias no tienen la misma importancia que los anteriores organismos en la dieta del zooplancton; por ello, sus poblaciones no son usualmente controladas por el pastoreo (González, 1988).

Los peces planctófagos pueden adquirir su presa de dos maneras diferentes: mediante actividad visual o por filtración. La primera es una actividad diurna ejercida sobre presas móviles y de gran tamaño. En cambio, la filtración se hace con presas más pequeñas, con la participación de quimiorreceptores y es independiente de la luz.

Entre los microcrustáceos zooplanctónicos, los cladóceros de mayor tamaño son atacados preferencialmente por los depredadores, más que los copépodos. Esto podría explicarse por la mayor eficiencia de natación de los copépodos, que pueden huir en diferentes direcciones. De esta manera, la presencia de los copépodos y cladóceros en un cuerpo de agua se convierte en indicadora del tipo de peces que pueden estar presentes.

La depredación visual del zooplancton está asociada a la variación diaria de la tasa de depredación, la cual es mayor de día y se reduce durante la noche. Esto ha hecho pensar a numerosos investigadores que la migración del zooplancton durante el día a las partes más profundas del lago es una adaptación para disminuir la tasa de depredación por parte de los peces planctófagos.

Los cuerpos transparentes y aplanados de algunas especies de zooplancton se consideran también adaptaciones para disminuir la depredación.

Se ha encontrado, igualmente, que en la regiones tropicales donde las aguas contienen mayor cantidad de materiales en suspensión y los organismos planctónicos son de mayor tamaño, los peces planctófagos omnívoros (los filtradores) son dominantes (Esteves, 1988, 1998). Este es un aspecto muy importante aplicable a la acuicultura. Así por ejemplo, se ha encontrado que la "cachama" o "tambaquí" *(Colossoma macropomum)* especie de los Llanos Orientales y del Amazonas se alimenta de zooplancton en sus estados juveniles.

La larva de *Chaoborus* (díptero) tiene una gran capacidad depredadora de zooplancton y se considera que puede remover hasta el 10% de la biomasa total del zooplancton en un lago en un día. Este organismo ha sido muy estudiado en Brasil y se encuentra también en zonas templadas. En Colombia ya se ha reportado, pero aún faltan más estudios para conocer su distribución real (Ramírez *et al.*, 1989).

Además de los peces, el zooplancton también puede ser devorado por una gran variedad de invertebrados como rotíferos, cladóceros, copépodos, arácnidos y odonatos, entre otros.

Entre los rotíferos, varias especies de *Asplachna* pueden depredar cladóceros del género *Bosmina*, y el género *Synchaeta* ingiere ciliados y nauplios.

El cladócero *Leptodora* ataca rotíferos y copépodos jóvenes. El género *Bythotrephes* consume exclusivamente copépodos, pero en tanques de cultivo consume larvas de quironómidos.

En cuanto a los copépodos ciclopoides, cuando jóvenes, son esencialmente herbívoros; pero a partir del estadio cuarto, se tornan carnívoros. Así, *Thermocyclops minutus* y *Mesocyclops longisetus* son importantes devoradores de nauplios de otras especies y aun de la misma. En términos generales, los copépodos adultos depredan principalmente rotíferos, nauplios pequeños y cladóceros; pero el canibalismo también es frecuente en poblaciones naturales.

Con relación a los arácnidos acuáticos, algunos como *Piona limnetica* atacan selectivamente los cladóceros, especialmente *Diaphanosoma* y *Bosmina* y consumen de 10 a 20 individuos por día (Esteves, 1988, 1998).

Por su parte, los odonatos, en su forma larvaria, se consideran importantes depredadores de zooplancton, principalmente en la región litoral. Los odonatos también son depredadores de larvas de culícidos *(Anopheles, Culex)*, por lo que se consideran promisorios en programas de control integrado de malaria.

Son muchos los temas que quedan por tratar acerca del zooplancton en el neotrópico. El primer trabajo para realizar sería de carácter taxonómico, pues son muchos los géneros y las especies aún desconocidas para la ciencia. Igualmente, deben adelantarse proyectos sobre producción, indicadores biológicos, migraciones verticales y depredación, prácticamente desconocidos en el trópico americano.

17

Plantas acuáticas

Las plantas acuáticas, llamadas también *macrofitas*, están representadas por todo aquel tipo de vegetación que crece en la zona litoral de lagos, embalses y ríos, ya sea en la zona de interfase agua-tierra, sobre la superficie del agua o totalmente sumergida. La densidad de población de macrofitas acuáticas está en relación con el área del litoral, sus condiciones topográficas y el estado de eutrofización del agua. Normalmente, lagos muy eutrofizados con litorales poco profundos son los medios más adecuados para el desarrollo de extensas zonas de vegetación acuática. Lugares de esta naturaleza son propicios para el desarrollo de una gran variedad de macroinvertebrados, zooplancton, perifiton y para el desove de peces. Son, pues, zonas de alta productividad biológica, que bajo condiciones de acuicultura pueden dar alta rentabilidad, pero en casos de canales de irrigación y embalses, pueden causar graves problemas de eutrofización, que repercuten en una pésima calidad de agua para regadío y operación de maquinaria en centrales hidroeléctricas.

Las plantas acuáticas reciben el nombre de *malezas* cuando se convierten en un problema para el manejo de los ecosistemas acuáticos.

La mayoría de las plantas acuáticas se desarrollan mejor en los trópicos que en las zonas templadas, dada la disponibilidad de radiación solar a lo largo del año. Por este motivo, y dado que la limnología se ha realizado principalmente en zonas templadas, el problema de las plantas acuáticas ha sido poco tratado. Wetzel (1983) y Esteves (1988) han dado a este tema la importancia que merece dentro de la limnología, dada su enorme contribución a la productividad primaria; pero hacen notar, al tiempo, los graves problemas que se causan en la calidad del agua. El trabajo más significativo para Colombia en la última década es de Schmidt-Mumm (1997) relacionado con las plantas acuáticas de la sabana de Bogotá y Schmidt-Mumm y Posada (2000). Este campo sigue aún inexplorado en Colombia. Velásquez (1994) hace una extensa revisión de las plantas acuáticas de Venezuela.

Por tanto, se considera importante introducir este tema, ya que en el neotrópico las plantas acuáticas se han convertido, en las últimas décadas, en un problema costoso y de difícil erradicación y, al tiempo, en posible solución a la contaminación acuática.

Principales grupos de plantas acuáticas

Hasta el momento se han reportado aproximadamente 42 familias de dicotiledóneas acuáticas, 30 familias de monocotiledóneas, 6 familias de pteridofitas y 17 familias de briofitas. Entre las macrofitas se encuentra una familia perteneciente al grupo de las algas

(Characeae) caracterizadas por su gran tamaño. La tabla 17.1 presenta una lista de algunas de las plantas acuáticas más comunes en el trópico americano. En ella se observan los principales grupos taxonómicos, las familias, los géneros y el tipo de hábitat en el cual se encuentran; nótese cómo algunas pueden hallarse en varios tipos de hábitats.

Clasificación de las plantas acuáticas de acuerdo con el hábitat

De acuerdo con el hábitat o medio de vida, las plantas se clasifican en flotantes *(f)*, sumergidas *(s)* y emergentes *(e)* (véanse tabla 17.1 y figura 17.1).

Plantas flotantes

Son aquellas cuyas hojas se mantienen sobre la superficie del agua y las raíces pueden estar o no adheridas al fondo (véase figura 17.2). Este tipo de plantas toman los nutrientes directamente del agua a través de la pared celular o mediante un bien desarrollado sistema radicular, dependiendo del tipo de planta. Es obvio que el mantenimiento de un nivel de agua adecuado es fundamental para su supervivencia.

Una de las plantas acuáticas más ampliamente distribuidas en el trópico americano es el "buchón de agua" o "lirio de agua" *(Eichhornia crassipes)*. Presenta un color verde brillante y sus pecíolos inflados sobresalen en la superficie, partiendo todos de un punto central. Sus raíces son filamentosas, fibrosas, alcanzan muchas veces un metro o más de longitud (véase figura 17.3).

Por lo regular, *Eichhornia* comienza a desarrollarse en las márgenes de lagos y represas, pero de acuerdo con el estado de eutrofización, puede invadir rápidamente las aguas abiertas (véase figura 17.4). Con el tiempo, estas plantas pueden conformar islotes flotantes e invadir todo el espejo de agua (véase figura 17.5). Estas plantas también se desarrollan muy bien en zonas de ríos donde el agua posee poco movimiento. Fue descrita por primera vez en Brasil, pero se cree que es originaria de Puerto Rico (Weldon *et al.*, 1973). Esteves (1988) afirma que su origen es

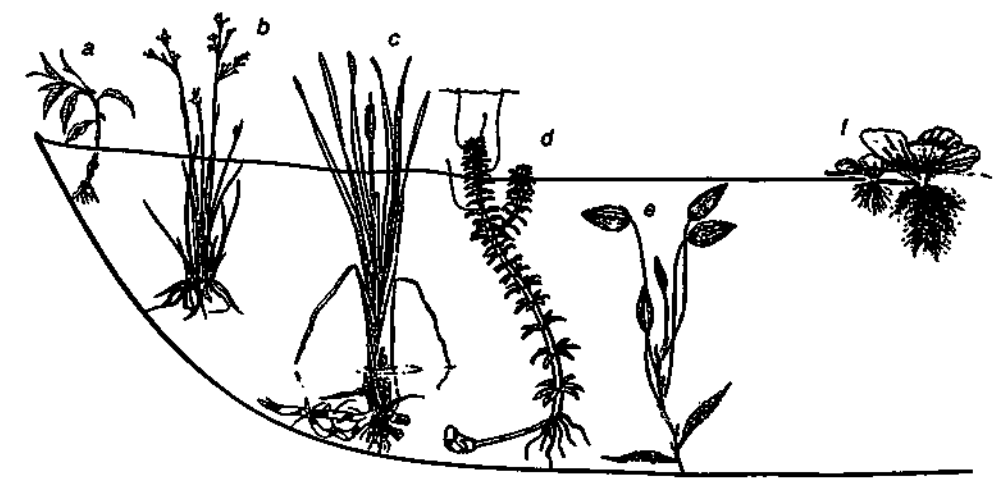


Figura 17.1 Perfil de un lago donde se muestran algunas plantas acuáticas de acuerdo con el hábitat. *a, b,* y *c,* emergentes; *d* y *e,* sumergidas; *f,* flotantes.

Tabla 17.1 Grupos de plantas acuáticas comunes en el trópico americano

Grupo taxonómico	*Género*	*Tipo de hábitat*
Chlorophyta		
Characeae	*Chara, Nitella*	*s*
Bryophyta		
Ricciaceae	*Riccia*	*f*
Bartramiaceae	*Philonotis*	*e (s)*
Fontinalaceae	*Fontinalis*	*e (s)*
Sphagnaceae	*Sphagnum*	*e (s)*
Pteridophyta		
Azollaceae	*Azolla*	*f*
Equisetaceae	*Equisetum*	*e*
Isoetaceae	*Isoetes*	*s*
Marsileaceae	*Marsilea*	*e*
Parkeriaceae	*Ceratopteris*	*f*
Salviniaceae	*Salvinia*	*f*
Monocotiledoneae		
Alismataceae	*Sagittaria*	*e (f)*
Araceae	*Pistia*	*f (e)*
Cyperaceae	*Carex, Eleocharis, Scirpus*	*e*
Gramineae	*Paspalum, Panicurn*	*e*
Hydrocharitaceae	*Hydrilla, Egeria*	*s (f)*
Juncaceae	*Juncus*	*e*
Lemnaceae	*Lemna, Wolffia*	*f(e)*
Najadaceae	*Najas*	*s*
Pontederiaceae	*Eichhornia*	*f (s)*
Typhaceae	*Typha*	*e*
Dicotiledoneae		
Amaranthaceae	*Alternanthera*	*f*
Callitrichaceae	*Callitriche*	*e (s)*
Ceratophyllaceae	*Ceratophyllurn*	*s*
Haloragaceae	*Myriophyllum*	*s*
Lentibulariaceae	*Utricularia*	*s*
Menyanthaceae	*Nymphoides*	*e (f)*
Nymphaeaceae	*Nymphaea*	*e (f)*
	Victoria amazonica	*f*
Onagraceae	*Ludwigia (Jussiaea)*	*e (f)*
Podostemaceae	*Podostemum*	*s*
Polygonaceae	*Polygonum*	*e*
Potamogetonaceae	*Potamogeton*	*s*
Umbelliferae	*Hydrocotyle*	*f*

Fuente: tomado de Weldon *et al.* (1973); Prescott (1980); Esteves (1988); Schmidt Mumm (1997).

amazónico. Actualmente tiene una distribución cosmopolita y en el trópico se desarrolla muy bien desde 0 hasta más de 3.000 msnm. Es una de las *malezas* acuáticas, como podría llamarse en este caso, que más problemas causa en lagos y embalses tropicales. En el embalse de Hidroprado (Tolima), esta planta invade grandes zonas durante la época de lluvia, pero prácticamente desaparece durante las épocas de baja precipitación. En general, en Colombia y el neotrópico, no existe embalse, lago o laguna en que no se encuentre esta planta.

La lechuga de agua *(Pistia stratiotes)* es otra de las plantas acuáticas de amplia distribución en lagos, embalses y ríos tropicales. Sus hojas son verde amarillentas, pubescentes y su apariencia sobre el agua es como de una lechuga, de ahí su nombre. Puede vivir largos períodos como planta semienraizada.

Fue descrita por primera vez por Lineo y su origen parece ser Ceilán (hoy Sri Lanka). Sus propiedades medicinales se conocen en Egipto desde el año 77 a. C. Su distribución es tropical y subtropical a lo largo de todo el mundo. A esta planta se asocia el desarrollo de especies del género *Mansonia*, y la transmisión de cierto tipo de filariasis en el trópico asiático.

Lemna minor es otra planta acuática de rápido crecimiento y de amplia distribución tropical y subtropical. Se desarrolla principalmente en pequeños lagos, asociada a otros tipos de vegetación acuática. A este grupo (familia Lemnaceae) pertenecen también *L. trisulca* y *Wolffia sp.*

Salvinia rotundifolia ("helecho de agua") es otra planta flotante de amplia distribución tropical y subtropical. Su presencia en canales profundos es a veces beneficiosa, ya que bloquea el desarrollo de otras plantas sumergidas que impiden la navegación. Sus hojas son de color verde brillante y están organizadas a lo largo de un tallo común. *Salvinia* crece bien en áreas poco profundas, eutrofizadas y cálidas. Frecuentemente crece asociada a especies de los géneros *Alternanthera* y *Eichhornia*.

Nymphaea odorata (lirio de agua fragante) es otra planta acuática de amplia distribución mundial. Posee hojas redondeadas con venación radiada y flores blancas. Se desarrolla en aguas poco profundas y resiste fuertes cambios de pH. Produce problemas en lagos poco profundos, donde interfiere con la navegación, la pesca y contribuye a acelerar la sedimentación.

Victoria amazonica, perteneciente a la familia Nympheaceae, es una planta restringida al Amazonas. Sus hojas pueden alcanzar hasta dos metros de diámetro (véase figura 17.6). Esta planta crece cerca de las orillas de lagos amazónicos y su distribución se encuentra bastante limitada por la acción del hombre. Es polinizada por un coleóptero del género *Cyclocephala*.

Plantas sumergidas

Las plantas sumergidas son las que completan todo su ciclo biológico dentro del agua, pero sus flores pueden salir a la superficie. Entre estas plantas, las más comunes son las pertenecientes a la familia Hydrocharitaceae, conocidas comúnmente como *elodeas*. Realmente bajo este nombre se conocen tres géneros ampliamente distribuidos en el neotrópico: *Elodea, Hydrilla* y *Egeria* (véase figura 17.7).

Hydrilla verticillata es una planta enraizada en el fondo, con tallos alargados y ramificados; sus hojas en verticilos se presentan en cinco por nudo. *Elodea canadensis* (elodea americana) posee verticilos de tres hojas por nudo. Este género es menos común que *Hydrilla* y *Egeria*, que sí son de amplia distribución en el trópico. *Egeria densa* se caracteriza por poseer cuatro hojas por nudo y por ser quizá la de más amplia distribución en el neotrópico. Se desarrolla muy bien en canales, lagos y represas, donde se ha convertido en un grave problema para embalses tropicales, pues obstaculiza la navegación, incrementan la sedimentación y causa desoxigenación en el fondo de embalses por la alta demanda de oxígeno para la descomposición de su biomasa.

Potamogeton es otra planta acuática sumergida de amplia distribución mundial. Es-

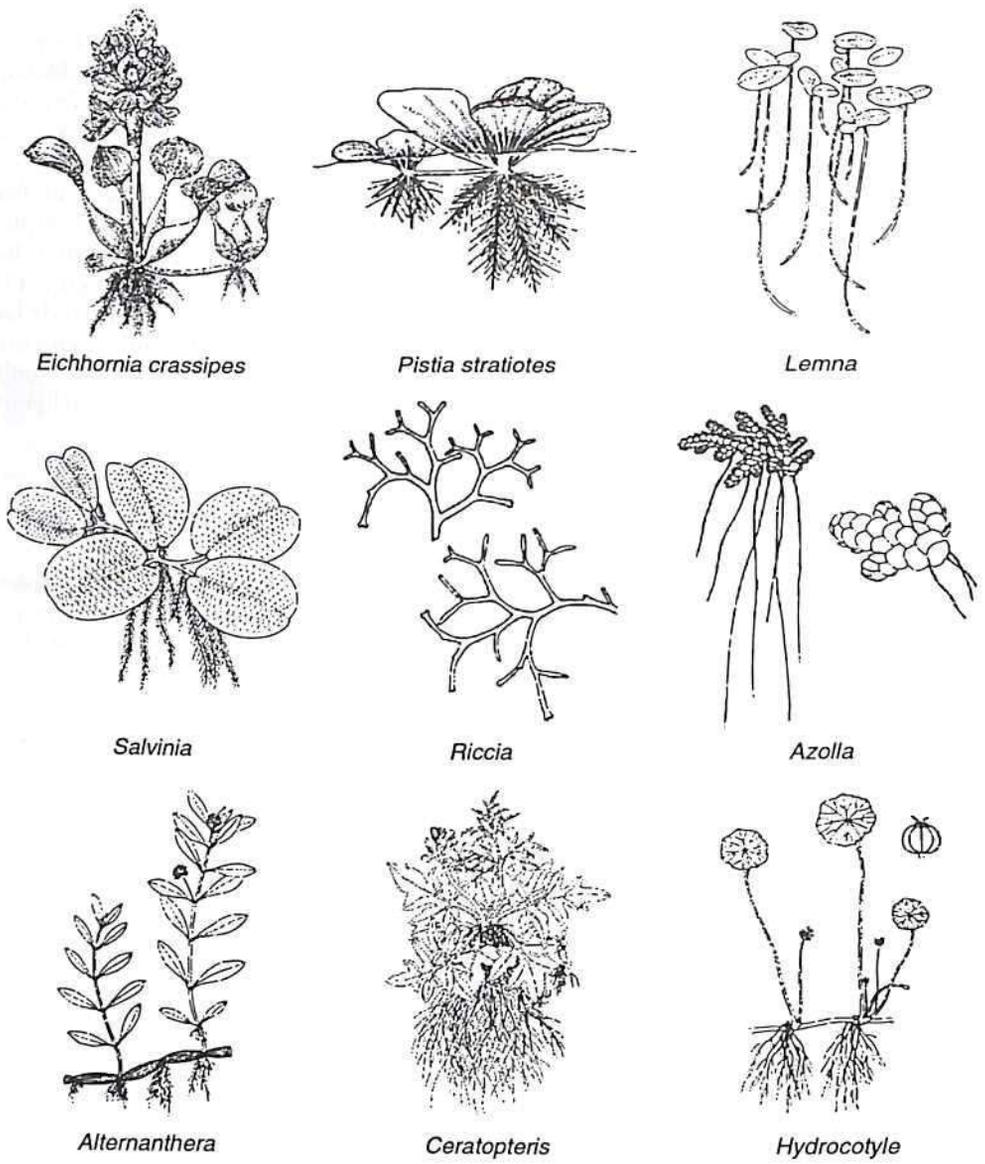


Figura 17.2 Plantas flotantes

Fuente: tomada de Apirs (1964).

pecies de este género son comúnmente conocidas como *malezas de agua*. Las especies tropicales y subtropicales son: *P. pectinatus*, *P. foliosus*, *P. crispus* y *P. amaricanus*. Se desarrolla muy bien en canales y lagos preferiblemente eutrofizados; causa problemas para la navegación y para la pesca.

Varias especies del género *Najas*, llamadas comúnmente *náyades*, son plantas de amplia distribución tropical y subtropical.

Crecen en masas en lagos, charcas y canales, preferiblemente en aguas poco saladas y eutrofizadas. Las especies más frecuentes son: *N. guadalupensis* (náyade del sur) y *N. minor* (náyade quebradiza). Causan problemas principalmente en canales de irrigación donde reducen el flujo del agua hasta en un 90% (Weldon *et al.*, 1973).

Myriophyllum quitense y *M. brasiliense* se encuentran en general en Suramérica; es un género cosmopolita con 45 especies aproximadamente.

Ceratophyllum demersum es otra planta sumergida; no posee raíces, presenta color verde oscuro y sus hojas están colocadas de manera verticilada. Es también una planta de amplia distribución tropical y subtropical, y prefiere aguas duras.

Chara es un género de alga clorofícea de tamaño macroscópico, ramificada simétricamente y con hojas verticiladas localizadas a intervalos de igual distancia. Estas plantas están normalmente incrustadas en depósitos calcáreos que le dan la impresión de rugosidad y rigidez. Viven en aguas poco profundas, claras y duras, adheridas al fondo; pero en ocasiones se han encontrado hasta a 7 m de profundidad. Su distribución es cosmopolita.

Nitella es otra alga clorofícea similar a *Chara sp.*; se diferencia por ser más verde y no poseer depósitos calcáreos. Se encuentra en aguas de baja dureza y bajo pH.

Figura 17.3 *Eichhornia crassipes*, laguna Fúquene (1989) (Colombia)

Plantas emergentes

Crecen firmemente en el fondo de áreas poco profundas y la mayor parte de sus tallos y hojas viven por encima del agua; son generalmente rígidas y no dependen de esta para su soporte. Muchas especies no son verdaderamente acuáticas, pero pueden vivir en suelos o sumergidas por períodos considerables (véase figura 17.8).

El género más conocido en este grupo de plantas es *Typha sp.* Sus tallos son largos, delgados y dan apariencia de una caña. Las flores forman una masa densa, café, en cuya base se encuentran los pistilos y en la parte

superior los estambres. Viven en partes bajas de bahías, pantanos, áreas anegadas y resisten aun aguas salobres. Su desarrollo en los canales impide la navegación y crea ambientes favorables para la proliferación de mosquitos. Se desarrollan tanto en áreas tropicales como subtropicales.

Pontederia es de amplia distribución tropical y subtropical. Cada tallo tiene una hoja con una espiga terminal que da flores de un color violeta azulado. Estas plantas pueden alcanzar hasta 1 m de altura. Se desarrollan en las partes bajas de orillas de lagos y embalses, y se ha encontrado que viven algunas larvas de efemerópteros y quironómidos dentro de sus tallos esponjosos .

Ludwigia es otra planta que vive en aguas generalmente poco profundas y que crece de forma horizontal cerca de la superficie del agua. Sus flores son de color amarillo,

Figura 17.4 Vista panorámica de la laguna Fúquene cubierta de *Eichhornia crassipes* (2003) (Colombia)

lo que la diferencia de otra planta llamada *Polygonum* y que posee flores rosadas la mayoría de las veces. *Polygonum sp.* es una planta que vive tanto en aguas poco profundas como emergente, o también puede vivir sumergida; las flores son visibles solamente por encima

Figura 17.5 Islotes flotantes de vegetación acuática, ciénaga de Palagua (Colombia)

Figura 17.6 *Victoria amazonica*, en Leticia (Colombia)

del nivel del agua. *Ludwigia* y *Polygonum* son plantas de amplia distribución tropical y subtropical.

Scirpus validus (junco de tallo blando) es una planta emergente que se caracteriza por poseer tallos cilíndricos, no ramificados y esponjosos que pueden alcanzar hasta 3 m de altura. Sus flores se localizan en todo el extremo superior del tallo, formando una estructura llamada *panícula*. Se desarrolla en charcas poco profundas, a lo largo de los bancos de los ríos y en los pantanos. También es una planta de amplia distribución tropical y subtropical.

Juncus effusus (enea o junco blando) posee tallos similares a algunas especies de *Scirpus* que pueden alcanzar alturas hasta de 1,8 m, pero se diferencian de estos por poseer la inflorescencia cerca de 15 cm del extremo superior del tallo. *Juncus* prefiere lugares pantanosos o de solo unos pocos centímetros de profundidad y en sus alrededores crea hábitats propicios para el desarrollo de larvas de mosquito. Su distribución es cosmopolita.

Adaptaciones de las plantas al medio acuático

El desarrollo de las macrofitas en el medio acuático ha significado para ellas adquirir una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les ha permitido sobrevivir en este tipo de ambiente.

La más obvia consistió en reducir estructuras responsables de la transpiración, como la cutícula y los estomas. Los tejidos de sustentación como el colénquima y el esclerénquima también han sufrido una reducción en las plantas flotantes y aún más en las sumergidas. En estas últimas es común encontrar un tejido esponjoso o aerénquima, que les permite sostenerse simplemente flotando. Se ha calculado que cerca del 70% de estas plantas está ocupado por aire (Esteves, 1988). También los vasos conductores se encuentran reducidos a un cilindro central, en tanto que los cloroplastos se distribuyen en la

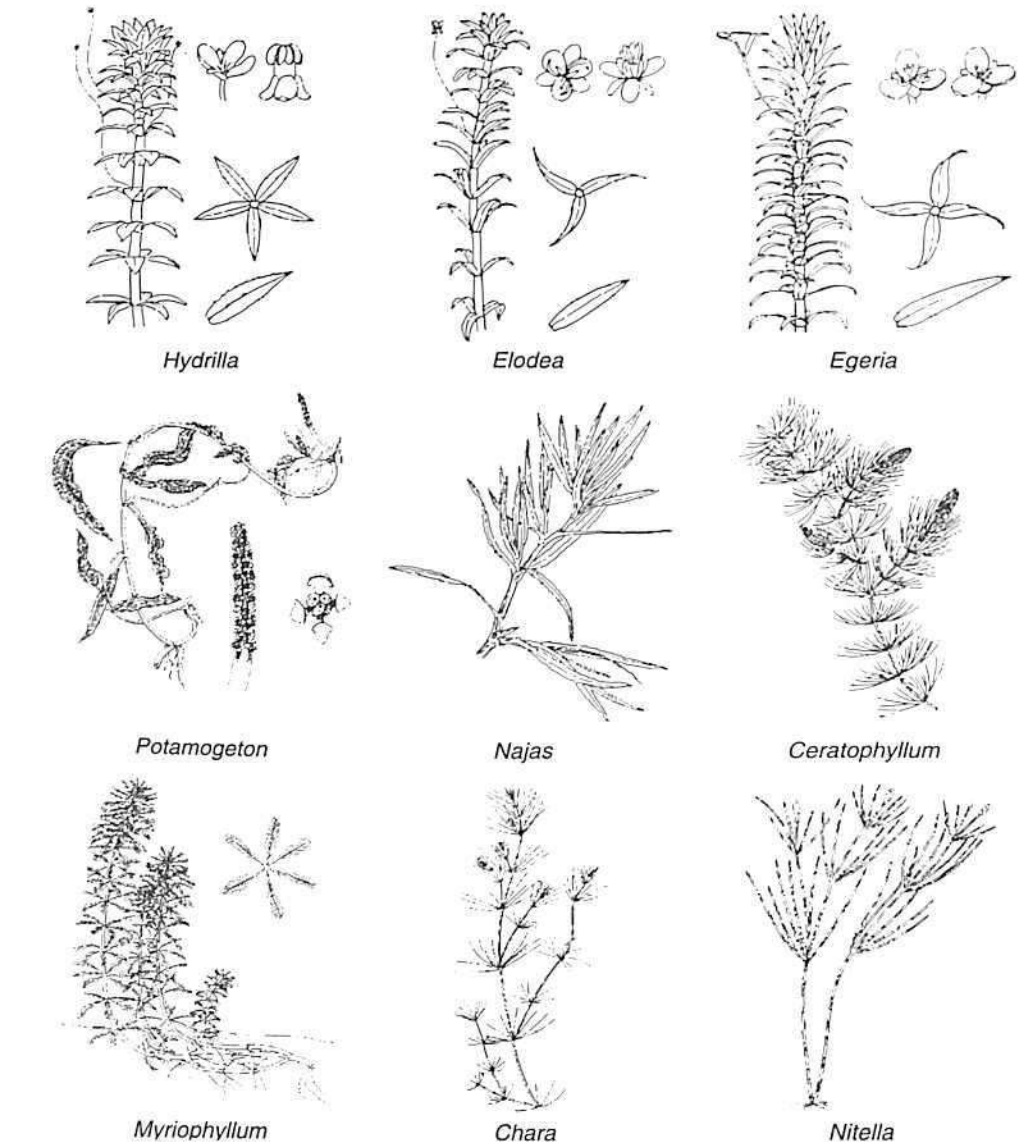


Figura 17.7 Plantas sumergidas

Fuente: Apirs (1964).

epidermis para aprovechar así al máximo la energía radiante.

En cuanto a las adaptaciones fisiológicas, las más importantes están relacionadas con el intercambio gaseoso. El oxígeno y el gas carbónico están sujetos a sufrir mayores variaciones en el agua que en el aire, por lo que las macrofitas acuáticas, especialmente las sumergidas, deben resolver estos problemas de diferentes maneras: una es reduciendo la

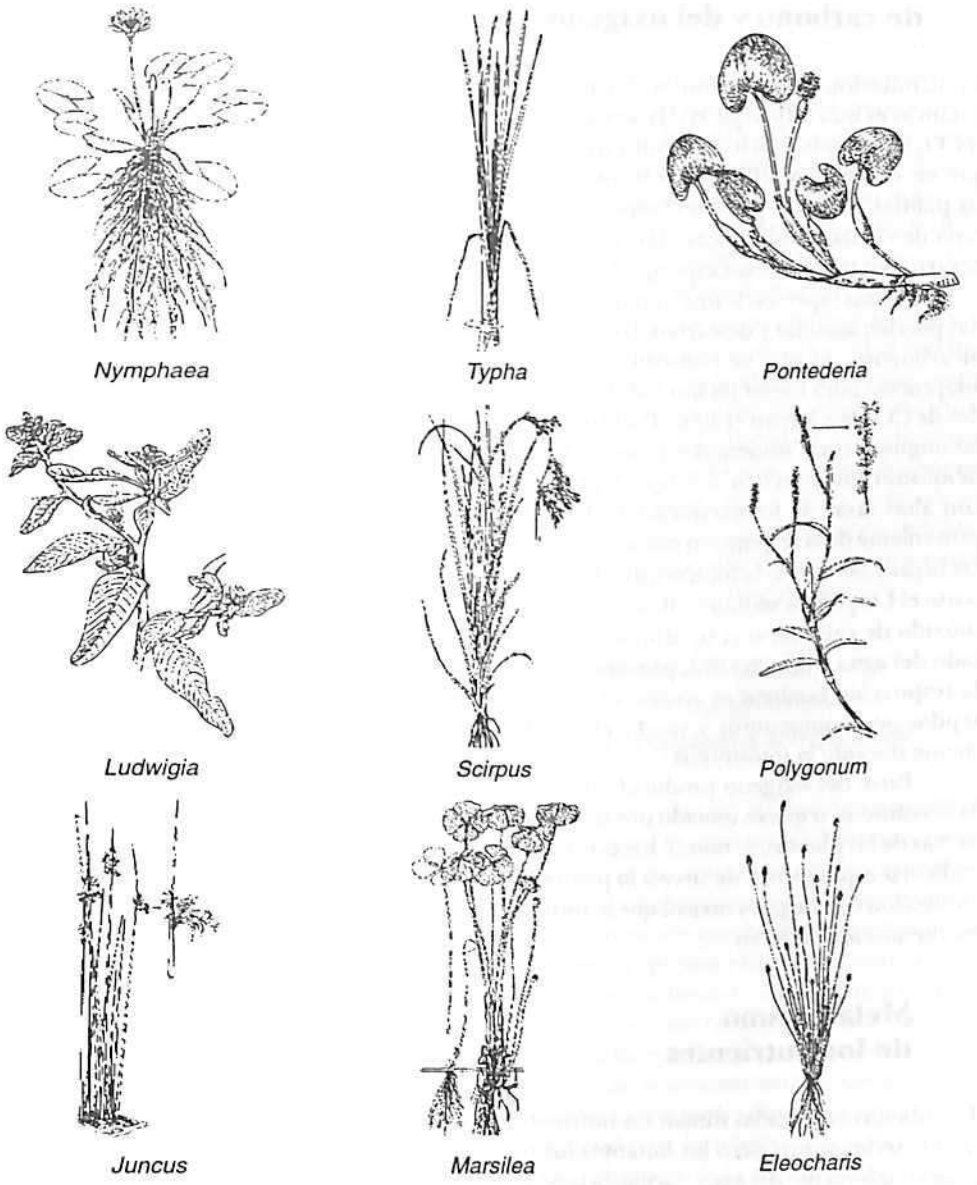


Figura 17.8 Plantas emergentes

Fuente: tomada de Apirs (1964)

cutícula a una sola capa de células; o reduciendo el espesor de las hojas; o almacenando en el aerénquima los gases producidos durante la fotosíntesis y la respiración; o aumentando los espacios intercelulares en las hojas, tallos y pecíolos.

Metabolismo del dióxido de carbono y del oxígeno

La asimilación del carbono en las plantas acuáticas es más difícil que en las aéreas, pues el CO_2 se difunde más lentamente en el agua que en el aire. Por ello, como se vio antes, las plantas acuáticas poseen el espesor de la capa de células epidérmicas más reducido y desarrollan tallos y hojas esponjosos.

Ciertas especies de macrofitas sumergidas pueden asimilar y descarboxilar los iones bicarbonato, lo que se constituye en una adaptación para tomar las limitadas cantidades de CO_2 que hay en el agua. Por otro lado, las angiospermas sumergidas poseen el metabolismo fotosintético del tipo C_3-Calvin con altas tasas de fotorrespiración. El CO_2 proveniente de la respiración mitocondrial de las hojas y las raíces, la fotorrespiración y en parte el CO_2 de los sedimentos, aumentan el dióxido de carbono o el bicarbonato asimilado del agua. Parte del CO_2 proveniente de la respiración también es acumulado en los tejidos aerenquimatosos y usado eficientemente durante la fotosíntesis.

Parte del oxígeno producido durante la fotosíntesis, o que es tomado por las partes aéreas de las plantas, se mueve hacia el tejido radicular esponjoso. Este sirve a la planta de protección contra gases tóxicos que se forman en medios anaeróbicos.

Metabolismo de los nutrientes

Las plantas enraizadas toman los nutrientes de los sedimentos; pero las flotantes los toman simplemente del agua. La mayoría de las macrofitas enraizadas obtienen sus nutrientes del agua intersticial de los sedimentos, donde la concentración de estos es mayor que en el agua. Sin embargo, cuando el medio está muy eutrofizado, la mayoría de los nutrientes son tomados directamente del agua.

A causa del rápido crecimiento de las plantas acuáticas, estas acumulan gran cantidad de biomasa, que al descomponerse libera, a su vez, numerosos iones, que son de nuevo utilizados para producir más biomasa.

Este fenómeno de alta productividad es uno de los que más atenta contra la estabilidad de lagos y embalses, pues, por un lado, crea condiciones anóxicas en las partes profundas de estos ecosistemas y, por otro, fomenta una rápida colmatación de los mismos.

La luz, la temperatura y la presión como factores limitantes

Se ha observado que los efectos inhibidores de la intensidad de la luz sobre el fitoplancton no son los mismos que para las macrofitas. Muchas plantas sumergidas presentan variaciones morfológicas diferentes con relación a la intensidad de la luz. Así, por ejemplo, las plantas que están adaptadas a lugares sombreados tienen sus hojas finamente divididas casi como filamentos muy delgados; en cambio, plantas que están más expuestas a la luz tienen hojas más amplias y lobuladas.

Se ha observado, igualmente, que plantas adaptadas a la sombra son más sensibles a los rayos ultravioleta que aquellas que viven expuestas a la luz.

La extinción de la luz en el agua es un fenómeno que limita el desarrollo de las plantas sumergidas. Los puntos de compensación de la fotosíntesis oscilan por lo regular entre 1 y 3% del total de luz solar; por tanto, se han encontrado variadas adaptaciones a la actividad fotosintética y respiratoria a diferentes temperaturas e intensidades de aquélla. Así, por ejemplo, *Myriophyllum spicatum* y *Vallisneria americana* presentan diferentes formas de crecimiento: *Myriophyllum* se desarrolla mejor en la superficie del agua; en cambio, *Vallisneria* lo hace mejor cerca al sedimento. De la misma manera, *Vallisneria* está adaptada a poca luz y es más eficiente en la actividad fotosintética que *Myriophyllum*, incluso bajo condiciones similares. Para estas dos especies la temperatura óptima de fotosíntesis es de 33 °C, pero a 10 °C la tasa de fotosíntesis de *Myriophyllum* es casi el doble que la de *Vallisneria*.

En cuanto a la presión, se ha encontrado que ciertas especies de plantas sumergidas detienen abruptamente su crecimiento cuando son sometidas a aumento de presión hidrostática. Las hojas se vuelven más cortas, los tallos más delgados, se reducen los espacios lagunares en los tejidos esponjosos y se inhibe el crecimiento de las raíces adventicias. Un aumento de presión de 0,5 atm equivalente aproximadamente a 5 m de profundidad, provoca alargamiento en los internodos, un efecto similar al provocado por la baja intensidad de luz. El aumento de presión hidrostática también inhibe el florecimiento de ciertas plantas que requieren producir flores aéreas que se polinizan por el viento. Las algas *Chara* y *Nitella* que no poseen sistemas gaseosos intercelulares parecen no sufrir efectos por las diferencias de presión.

Productividad primaria y biomasa

La productividad de las plantas acuáticas se ha evaluado tradicionalmente por medio de la biomasa producida y, en algunos casos, mediante la tasa fotosintética. Muchas plantas son perennes y su producción variará, por tanto, con cada época o estación de producción. Las raíces y los rizomas de las plantas sumergidas poseen menos biomasa que las de las flotantes y menos aún que las de las emergentes.

Es importante anotar que la pérdida de biomasa en las macrofitas por consumo animal es por lo regular muy bajo (entre 0,5 y 8,0%; Wetzel, 1983). Igualmente, su tejido vegetal es bastante resistente a la descomposición microbiana.

Se ha encontrado que la productividad de las plantas acuáticas es una de las más altas de todos los vegetales. Por ejemplo, se ha calculado la productividad de las macrofitas emergentes entre 1.500 y 4.500 $gCm^2año^{-1}$ y la de las macrofitas sumergidas entre 50 y 1.000 $gCm^2año^{-1}$. A manera de comparación, la productividad del fitoplancton se ha calculado entre 50 y 450 gCm^2 $año^{-1}$.

Algunos de los factores responsables de esta alta productividad en las macrofitas emergentes son: la eficiencia de reproducción vegetativa en la mayoría de especies; la ventaja de tomar nutrientes tanto a través de las hojas como de las raíces; la forma de las hojas, que facilita que unas especies puedan vivir en lugares sombreados y otras en lugares bien iluminados, y la baja herbivoría que, como ya se mencionó, sufren las macrofitas acuáticas.

Por su parte, la productividad más baja en las plantas sumergidas está relacionada con el bajo desarrollo del sistema radicular, la menor disponibilidad de luz y la mayor exposición a la herbivoría, especialmente por larvas que perforan y viven dentro de sus tallos. Los puntos de perforación debilitan los tallos, por lo que se rompen fácilmente, controlando así su crecimiento.

Productividad de las macrofitas en regiones tropicales

La productividad de las macrofitas acuáticas en el trópico es continua, a diferencia de las macrofitas de zonas templadas, que están sujetas al cambio de estaciones. Sin embargo, se ha observado que la productividad en las regiones tropicales está influenciada por las estaciones de lluvia y sequía. Este fenómeno es más evidente en los embalses que están sujetos a fuertes fluctuaciones de nivel a causa de una variación estacional tropical. Este fenómeno fue demostrado por Menezes (1984), trabajando en la represa Do Lobo, Brasil, quien observó en la macrofita *Nymphoides indica* una fuerte reducción, hasta de un 90% en las épocas de baja de nivel. Situaciones similares se han observado en varios embalses colombianos.

Los pocos estudios tropicales sobre productividad de macrofitas han demostrado que la mayor parte se debe a las gramíneas acuáticas. La tabla 17.2 muestra cómo la gramínea *Paspalum repens*, una de las macrofitas acuáti-

cas más abundantes en la región amazónica, puede alcanzar valores hasta de 600 g de peso seco por metro cuadrado y por día. Obsérvese la forma en que otras especies como *Utricularia breviscapa* presentan una productividad máxima de solo 2,57 g de peso seco por metro cuadrado y por día (Meneses, 1984; Ikusima, 1978; Junk, 1970).

Estudios realizados por Westlake (1963) demostraron cómo la productividad de macrofitas sumergidas y emergentes era un poco más del doble en regiones tropicales que en regiones templadas. De igual manera, se ha demostrado cómo la biomasa producida por las plantas emergentes es casi el triple de la producida por las plantas sumergidas (Esteves, 1988). En términos generales, al comparar la productividad entre las macrofitas acuáticas, el perifiton y el fitoplancton, se ha encontrado que es mayor en las macrofitas, le sigue el perifiton y, por último, está el fitoplancton.

Descomposición de la biomasa y reciclaje de nutrientes

Como se vio antes, solo una cantidad pequeña de la biomasa de macrofitas se convierte en "pasto" de los herbívoros. Es de esperar, por tanto, que el 80% o más de la biomasa entre en el proceso de descomposición, por lo que se estima que en ella hay atrapada una gran cantidad de nutrientes.

Estos nutrientes son liberados al medio en los procesos de disolución o de descomposición. Según Esteves y Barbieri (1983), los principales pasos son los siguientes: la primera fase se distingue por un intenso proceso de liberación de fracciones solubles, compuestas principalmente por carbohidratos, compuestos aromáticos, fosfato soluble, potasio y otros minerales; en la segunda fase ocurre una colonización de la materia por los microorganismos, los cuales realizan sobre ella un proceso de rompimiento enzimático de moléculas; y en la tercera fase se presenta un proceso de consumo por parte de los organismos detritívoros. Estos ingieren el detrito colonizado, parte del cual es transformado en biomasa animal y parte excretado en forma de heces. Estas se componen de celulosa, lignina y hemicelulosa, las cuales son atacadas de nuevo por hongos y bacterias, hasta completarse un proceso de degradación total de la materia. Posiblemente solo queden algunas sustancias de difícil degradación como lignina, que entra, por tiempo indefinido, a hacer parte del sedimento.

Tabla 17.2 Biomasa y productividad primaria en algunas especies de macrofitas tropicales

Especie	*Productividad (g ps $m^{-2}d^{1}$)*
Utricularia breviscapa	0,16-2,57
Nymhoides indica	1,21-2,93
Pontederia cordata	1,03
Lepironia articulata	2,11-4,89
Paspalum repens	200-600

Fuente: tomado y modificado de Esteves (1988).

El anterior proceso de descomposición de la materia orgánica implica la producción de gran cantidad de nutrientes, que necesariamente participarán de nuevo en un proceso de producción de nueva materia orgánica. Este hecho ha llevado a varios autores a investigar la suerte de estos nutrientes, encontrando que la mayoría hacen parte de nuevo de la biomasa y que en el agua existen cantidades relativamente pequeñas de nutrientes en estado libre (Esteves, 1979; Meneses, 1984).

Comparativamente es algo similar a lo que sucede en la selva húmeda tropical, donde la mayoría de los nutrientes permanecen atrapados en la biomasa, por el rápido reciclaje de los mismos.

Fauna asociada a las raíces de las plantas acuáticas

El estudio de la fauna de macroinvertebrados asociada con las raíces de las plantas acuáticas es un tema de investigación que todavía está por explorarse en Colombia y en general en el neotrópico. Análisis esporádicos como prácticas de campo con estudiantes han demostrado la gran diversidad de macroinvertebrados que viven en asocio con las raíces de estas plantas. De igual manera, el estudio de la bioindicación en embalses, lagunas y ciénagas dependerá del conocimiento de los organismos que viven en este tipo de hábitat. La tabla 17.3 muestra la diversidad de grupos taxonómicos que se pueden encontrar en las raíces de *Eichhornia crassipes*.

Tabla 17.3 Fauna de macroinvertebrados asociada con raíces de *Eichhornia crassipes*

Clase	*Orden*	*Familia*
Insecta	Ephemeroptera	Baetidae
	Odonata	Libellulidae
		Coenagrionidae
	Diptera	Chironomidae
		Culicidae
	Hemiptera	Idea
		Gerridae
		Belostomatidae
		Corixidae
		Saldidae
Crustacea	Decapoda	Trichodactylidae
Gastropoda	Sorbeoconcha	Hydrobiidae
	Pulmonata	Physidae
		Planorbidae
Hirudinea	Glossiphoniiformes	Glossiphoniidae

Control del crecimiento de las plantas acuáticas

Cuando las macrofitas se desarrollan en lagos, embalses o canales sin ningún control, generan una serie de problemas de difícil y costosa solución en algunos casos. Entre estos problemas se pueden mencionar los siguientes: dificultades en la navegación, muerte de peces, bloqueo de los canales de irrigación, problemas de corrosión en las centrales hidroeléctricas y desarrollo de mosquitos transmisores de enfermedades, como la malaria. En el caso de las centrales hidroeléctricas, el problema es grave y enormemente costoso, si se tiene en cuenta que un excesivo crecimiento de macrofitas crea condiciones anóxicas en el embalse. En esta situación se forman hierro disuelto y ácido sulfhídrico, que son los principales causantes de corrosión en los túneles de presión y turbinas.

Para enfrentar estos problemas, se han desarrollado una serie de métodos de control que van desde la remoción física hasta el control químico.

Sin embargo, antes de afrontar el problema debe considerarse lo siguiente: *a.* dependiendo del tipo de uso que se le desee dar al agua, puede no ser necesaria una remoción total, sino parcial, de la vegetación existente; *b.* hay que asegurarse de que el método no implique riesgos ni para el hombre ni para el ambiente. Ciertos métodos de control pueden causar daños ecológicos irreversibles.

Para remover la vegetación acuática se han empleado básicamente cinco métodos: remoción manual, remoción mecánica, control químico, control biológico y control preventivo.

Remoción manual: consiste en remover a mano o mediante rastrillos toda la vegetación que se desarrolla principalmente en las orillas de lagos pequeños. En lagos o embalses grandes esta labor es inviable.

Remoción mecánica: este tipo de remoción consiste en extraer la vegetación con ayuda de grandes rastrillos provistos de cuchillas cortantes, arrastrados por un bote. De esta manera se logra un control efectivo en áreas de tamaño mediano donde la densidad de la vegetación no es muy grande.

Para áreas y volúmenes muy grandes se han diseñado grandes segadoras, similares a las utilizadas en campos de cultivo. El problema en este caso es lo costoso del equipo y su mantenimiento, pero es más efectivo (véase figura 17.9).

Un limitante de este tipo de máquinas es que solo pueden "cosechar" hasta 2 o 3 m de profundidad y, además, perturban excesivamente las áreas de desove de los peces.

Varias experiencias realizadas en lagos

y embalses en Colombia demostraron que la remoción mecánica es la única alternativa en casos de invasión externa.

Control químico: el uso de herbicidas es actualmente uno de los métodos más extendidos y efectivos. Estos ofrecen un efecto más duradero, toman menos tiempo en ser aplicados y resultan más baratos. Entre estas sustancias se encuentran los algicidas, utilizados para controlar el crecimiento de algas, y los herbicidas propiamente dichos, usados para el control de la vegetación acuática.

Aunque varias casas comerciales aseguran que estas sustancias químicas son cada vez más inocuas para la vida animal, debe tenerse de todas maneras mucha precaución y no utilizarlos indiscriminadamente. Quizá exista menos riesgo cuando se trate de embalses para generación hidroeléctrica, pero cuando se trate de agua para consumo humano o lugares de recreación, su uso debe ser restringido, y aun prohibido.

Control biológico: en esta categoría se han ensayado con relativo éxito métodos de control como: peces herbívoros, enfermedades para las plantas y especies competidoras con especies autóctonas. La introducción de especies foráneas en el control de la vegetación debe ser estudiada cuidadosamente, ya que pueden presentarse consecuencias ecológicas a largo plazo, difíciles de remediar.

La carpa herbívora *(Ctenopharyngodon idella)* y la tilapia herbívora *(Tilapia rendalli)* han sido utilizadas con gran éxito en países asiáticos, donde se comportan como verdaderas máquinas cosechadoras. Un estudio hecho por Díaz *et al.* (1985) en la represa de La Fe (Antioquia), invadida por *Egeria densa,* recomendó utilizar *Tilapia rendalii* para su control. En este caso, el método no fue efectivo, pues se encontró que los peces consumían solo los tallos tiernos, dejando gran cantidad de biomasa, representada por tallos viejos y endurecidos.

El problema con el uso de peces herbívoros es que no todos comen por igual todas las especies de plantas. Se ha encontrado, por ejemplo, que las tilapias y las carpas solo consumen la planta *Myriophyllum brasiliense,* cuando ya han consumido las demás especies (Esteves, 1988). Un limitante con el uso de peces herbívoros es que el problema no debe

Figura 17.9 Remoción mecánica de plantas acuáticas. Laguna de Fúquene (Colombia).

haber llegado a extremos de desoxigenación, ya que en este caso no es posible su supervivencia.

En Estados Unidos y México se han utilizado algunos insectos del orden Coleóptera *(Agasicles higrophila)* los cuales han controlado con éxito la macrofita *Alternanthera phyloxeroides.* Otras especies de coleópteros como *Pauiinia acuminata* y *Cyrtobatodes singularis* también han sido utilizadas para el control de *Salvinia* sp. En Brasil se ha utilizado con éxito el caracol *Pomacea (Amputaria caniculata)* para controlar la planta *Anacharis densa* (Buckingham *et al.*, 1983; Center, 1982).

El método de la infestación de las plantas acuáticas con hongos, bacterias y virus, aún está en experimentación y no se conocen resultados concretos al respecto.

En cuanto a la introducción de especies foráneas, bien sea herbívoras u otras plantas que compitan por el mismo nicho, es un método que ha tenido poco éxito, dados los riesgos ecológicos que implica.

Control preventivo: la dificultad para solucionar los problemas antes mencionados, nos indica que es más conveniente prevenir. Uno de los métodos es preparar el terreno cubriéndolo con un plástico para evitar el desarrollo de especies enraizadas o también se pueden cubrir las orillas con cascajo y piedras.

En el caso de embalses para centrales hidroeléctricas o para consumo humano, lo más recomendable es cortar y remover toda la vegetación antes de inundar el área. Como estrategia preventiva deben erradicarse manualmente las plantas que vayan apareciendo, antes de que el problema se agrave. De otra forma, la descomposición de la vegetación sumergida creará condiciones anóxicas indefinidas en el embalse y será una fuente permanente de nutrientes. También deben controlarse las entradas de agua contaminada y restringirse el uso de la tierra en un perímetro de por lo menos 200 m de la orilla.

Dado que la mayor parte de las macrofitas acuáticas se desarrollan cerca de las orillas, bajar el nivel de los embalses periódicamente unos pocos metros es un método efectivo para controlar el avance de la vegetación acuática. En el trópico, las épocas de sequía bajan el nivel del agua de manera natural, autocontrolando el desarrollo de las macrofitas.

Las compuertas de fondo en los embalses facilitan la liberación periódica de las aguas anóxicas, lo que ayuda a una renovación del sistema y controla el avance de la eutrofización.

18

El ensamble de los macroinvertebrados acuáticos

Bajo el término *macroinvertebrados* se agrupan los organismos que se pueden observar a simple vista; es decir, en términos generales, todos aquellos que tienen tamaños superiores a 0,5 mm de largo. Dentro de esta categoría están los poríferos, los hidrozoos, los turbelarios, los oligoquetos, los hirudíneos, los insectos, los arácnidos, los crustáceos, los gastrópodos y los bivalvos.

El conocimiento de los macroinvertebrados acuáticos en las zonas templadas ha sido ampliamente difundido por medio de los textos de Usinger (1956), Edmonson (1959), Hynes (1974), Merrit y Cummins (1996), Pennak (1978), Wesenberg-Lund (1980) y McCafferty (1981).

El conocimiento de los ensambles de macroinvertebrados en el neotrópico es aún escaso y su información se encuentra fragmentada y esparcida en numerosas publicaciones europeas y norteamericanas, y algunas suramericanas, de poca circulación. Hurlbert (1981) hace una extensa recopilación de la bibliografía existente acerca de la biota acuática en el sur de Suramérica, convirtiéndose este trabajo en punto de partida para quienes desean estudiar en este campo.

Una revisión de los trabajos que se han realizado en el campo de los macroinvertebrados acuáticos sería muy extensa y se saldría de los propósitos de este libro. Sin embargo, no se pueden dejar de mencionar los de Flint (1967, 1978*a*, 1991), Hogue (1971), Hogue y Bedoya (1989), Mathis y Hogue (1986), Peters y Edmunds (1972), Nieser (1970), Spangler (1966) y Hurlbert (1981) quienes discuten en detalle el estado de conocimiento en que se encuentran los diferentes grupos de macroinvertebrados en Suramérica.

En el campo ecológico no pueden dejar de mencionarse los trabajos de Illies (1961, 1963, 1964, 1969), los de Fittkau (1964, 1967, 1977) y los de Sioli (1950, 1964, 1984), los cuales constituyen piezas maestras de la limnología neotropical. Roldán (1988) publicó una guía para la identificación de los macroinvertebrados más comunes en el departamento de Antioquia (Colombia), pero se ha probado que esta puede extrapolarse en un gran número de regiones neotropicales con características climáticas similares.

El hábitat acuático

Se refiere a las características de los lugares en los cuales viven los distintos grupos de macroinvertebrados. Así, unos viven enterrados en el sustrato; otros sobre él, adheridos a rocas, piedras y restos de vegetación; otros prefieren las orillas de ríos y lagos, donde viven adheridos a la vegetación ribereña; unos

nadan sobre la superficie del agua, en tanto que otros se desempeñan muy bien como nadadores al igual que los peces; unos prefieren corrientes rápidas y otros, lentas; y por último, unos prefieren fondos lodosos; en cambio, otros, fondos arenosos o pedregosos.

Los *hábitats lóticos* se refieren a los de aguas corrientes, como los que ofrecen ríos, riachuelos y quebradas. La fauna de macroinvertebrados en una corriente es muy diferente a la que se encuentra en zonas de rápido, a la de remansos y a la de las orillas.

Las corrientes poseen unas *zonas de erosión* en las cuales la velocidad del agua es lo suficientemente fuerte para arrastrar partículas en suspensión. Esta zona se caracteriza por rápidos formados por rocas, piedras y arena. En estos lugares se encuentra, por lo regular, una fauna diversa, con adaptaciones estructurales como ventosas y ganchos para resistir la velocidad de la corriente.

En las corrientes también existen las *zonas de deposición* o acumulación en las cuales la velocidad del agua es muy lenta y los materiales que llevan en suspensión se precipitan fácilmente formando sustratos fangosos y arenosos. Por lo regular, en estas zonas la diversidad de especies es menor; sin embargo, las existentes pueden alcanzar elevados números de individuos.

Por otro lado, los *sistemas lenníticos* son aquellos de aguas quietas o estancadas como lagos, charcas y represas. Regularmente, en ellos se presentan tres zonas: *litoral*, que presenta abundante vegetación acuática, lo que favorece el desarrollo de gran número de especies de macroinvertebrados acuáticos; la *zona limnética*, de aguas abiertas y donde solo unas pocas especies flotantes pueden vivir allí; y *la profunda*, que por lo general está desprovista de luz y el oxígeno existente es poco, lo que limita el número de especies en ella, pero alcanza a menudo un alto número de individuos de una misma especie por área.

Tipos de hábitats acuáticos

La fauna de macroinvertebrados recibe diferentes nombres, de acuerdo con que vivan en el fondo y naden o floten en la superficie.

El término *bentos* o *fauna bentónica* se refiere a todos aquellos organismos que viven en el fondo de lagos y ríos adheridos a sustratos como rocas, piedras, plantas acuáticas y residuos vegetales, o enterrados en el sustrato. Por ejemplo, debajo de rocas, troncos y residuos vegetales es común encontrar gran variedad de efemerópteros, tricópteros, coleópteros, plecópteros, dípteros y megalópteros. Algunos están adheridos al sustrato por medio de ventosas, como los blefaricéridos y sanguijuelas; otros, con ganchos y uñas, como es el caso de la mayoría de los insectos; y otros están pegados a las rocas con sustancias de secreción, por ejemplo, gran parte de los tricópteros constructores de casas (glososomátidos y helicopsíquidos). Algunas ninfas de efemerópteros, como eutiplócidos y polimitárcidos, hacen túneles en el fondo de sustratos blandos. Ciertas larvas de odonatos, especialmente zigópteros, se adhieren mediante las uñas a la vegetación sumergida. Los turbelarios (planarias) de cuerpos muy aplanados, simplemente se pegan a la superficie del sustrato, ofreciendo de esta manera poca resistencia al paso del agua. La figura 18.1 muestra algunos de estos organismos bentónicos y su posición en un ecosistema acuático de corriente.

El término *neuston* se refiere a los organismos que viven en la superficie del agua caminando, patinando o brincando. Sus uñas, sus patas y su exoesqueleto en general están recubiertos por una especie de cera que los hace impermeables al agua, así que en vez de hundirse, más bien curvan su superficie; entre este tipo de organismos se encuentran los gérridos y los mesovélidos (véase figura 18.2).

Bajo el término *necton* se agrupan todos aquellos organismos que nadan activamente en el agua, de la misma forma que lo hacen los peces. Entre estos organismos se encuentran efemerópteros de la familia Baetidae, hemípteros de las familias Corixidae y Notonectidae, y coleópteros de las familias Dytiscidae, Gyrinidae e Hydrophilidae (véase figura 18.3).

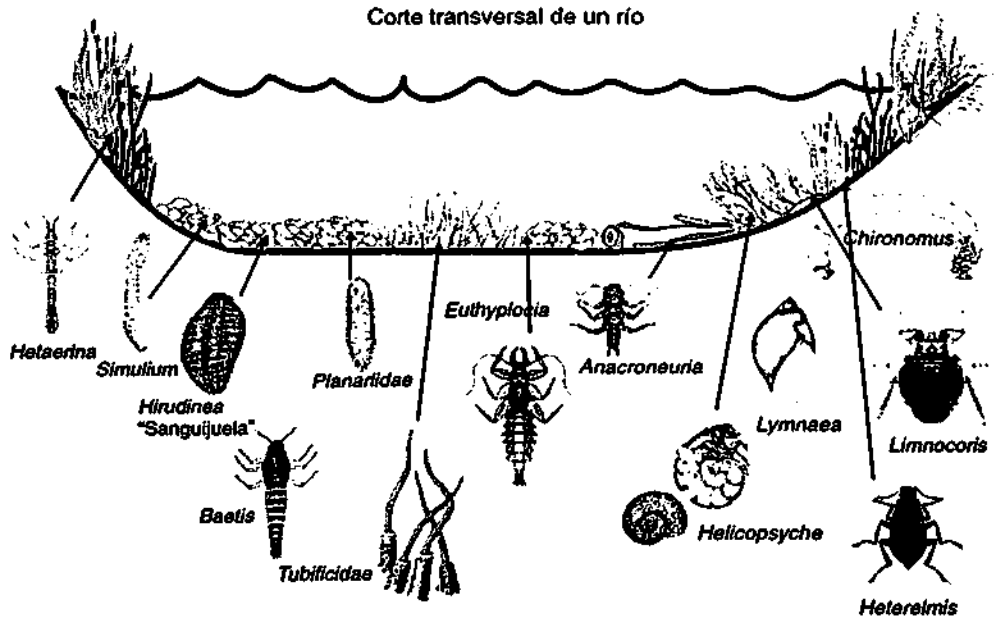


Figura 18.1 Organismos representativos de la fauna bentónica en un ecosistema de río

Fuente: tomada de Roldán (1988).

Paso de la vida acuática a la terrestre

Muchos macroinvertebrados, como los hidrozoos, los turbelarios, los anélidos y los moluscos, entre otros, pasan toda su vida siendo acuáticos; pero otros, como el caso de gran número de insectos, pasan su vida larvaria en el agua y su vida adulta en tierra y en el aire.

La transición de la vida acuática a la vida terrestre implica, en estos insectos, el paso por una serie de estadios de metamorfosis (huevo, larva, pupa e imago), cada una de las cuales debe poseer una serie de adaptaciones estructurales y funcionales que garanticen su subsistencia. No todos los insectos pasan por los cuatro estadios. Algunos no poseen la etapa de pupa y otros producen individuos a partir de huevos que se asemejan a imagos desde un principio, adquiriendo su estado adulto por medio de mudas sucesivas.

El término *emergencia* se aplica a la transformación de la larva o pupa en adulto. En este proceso, los insectos nadan hasta encontrar un objeto expuesto (roca o planta) por un tiempo variable antes de transformarse en adultos. Otros insectos nadan hacia la superficie del agua, ayudados a veces por burbujas de aire, donde una vez en contacto con la atmósfera, se transforman en adultos voladores.

Los insectos voladores deben, a su vez, retornar al ambiente acuático para depositar sus huevos y empezar el ciclo de nuevo. Algunos insectos ovopositan en la superficie del agua cuando vuelan o mientras descansan momentáneamente sobre ella; otros la penetran y hacen túneles en el fondo, donde depositan sus huevos; algunos lo hacen sobre la vegetación emergente o flotante y otros sobre la tierra húmeda de las orillas. Una vez los huevos han quedado en un ambiente apropiado, eclosionan dando origen a nuevos

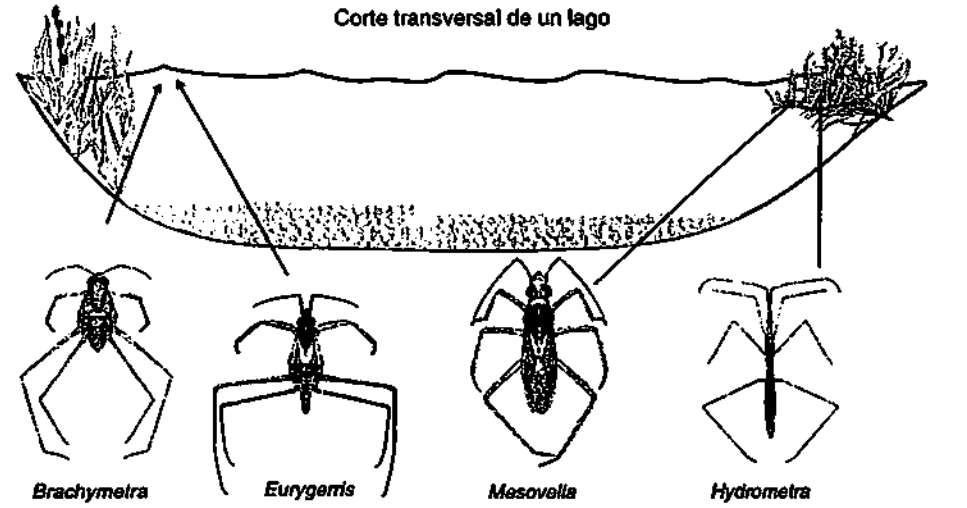


Figura 18.2 Organismos representativos del neuston en un ecosistema de lago

Fuente: tomada de Roldán (1988).

individuos. Un caso especial es el de ciertos belostómidos, cuyas hembras depositan los huevos sobre el dorso de los machos.

La duración de los ciclos de vida de los insectos acuáticos varía mucho en los diferentes grupos. En las zonas templadas, estos ciclos están por lo regular sincronizados con las estaciones, coincidiendo la primavera y el verano con la principal emergencia, su declinación con el otoño y su recesión con el invierno. En los trópicos, en cambio, donde las temperaturas sufren poca variación, se observa una continua emergencia de insectos a lo largo del año, permanente en unos grupos y esporádico en otros. Wolf *et al.* (1989) estudiaron la emergencia de insectos acuáticos en tres pisos altitudinales en el departamento de Antioquia (Colombia); encontraron cómo ciertas familias de dípteros y tricópteros emergen a lo largo del año, en tanto que otros, como plecópteros, odonatos y efemerópteros, lo hacían solo en ciertas épocas. En el trópico, los períodos de lluvia y sequía son los que más influyen en la emergencia de ciertos grupos de insectos, aunque todavía no se pueden establecer patrones, por la falta de estudios confirmativos.

El *estado de reposo* se puede definir como aquel en el cual el insecto no está realizando actividades de movilidad o desarrollo aparentes. Es un período de adaptación a condiciones climáticas o ambientales adversas, especialmente en los países de zonas templadas donde la temperatura alcanza valores extremos. Como esta situación no ocurre en el trópico, otros factores (quizá los períodos de lluvia y sequía) hacen que algunos insectos pasen por este estado.

Por otro lado, los *períodos de estivación* corresponden a un estado de reposo o quietud, como una adaptación a los períodos de sequía o a altas temperaturas. Tanto los huevos como ciertas larvas de insectos pasan por períodos de estivación a manera de mecanismo de supervivencia. En el trópico, este fenómeno es corriente en lugares donde, en las épocas de verano, se pueden llegar a secar las charcas y lagos poco profundos.

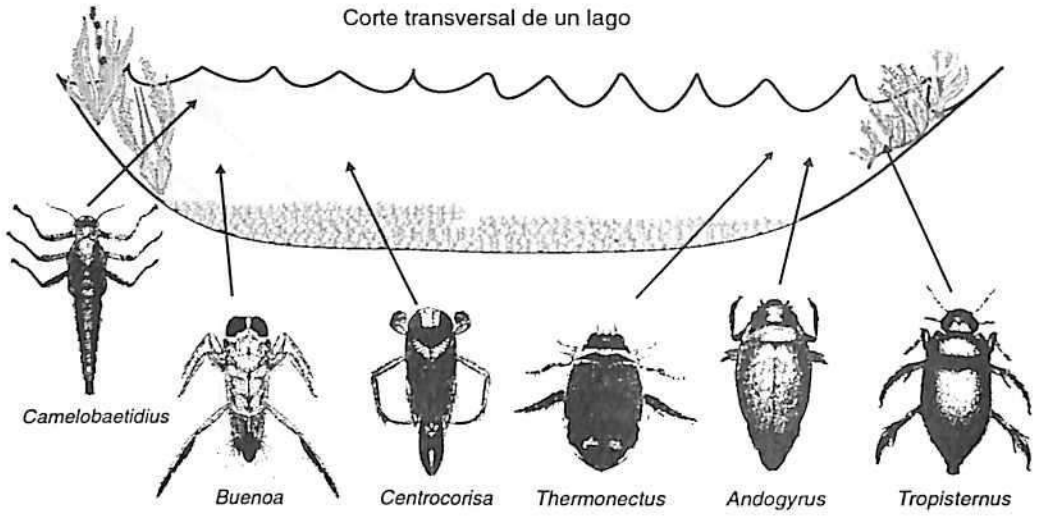


Figura 18.3 Organismos representativos del necton en un ecosistema de lago

Fuente: tomada de Roldán (1988).

Adaptaciones para respiración en agua

Los celenterados, platelmintos, anélidos, crustáceos y muchos moluscos viven permanentemente en el agua, por lo que el intercambio gaseoso lo hacen, por lo regular, a través de la epidermis. En cambio, los insectos acuáticos, por la diversidad de hábitats que ocupan y por pasar por diferentes estados de desarrollo, requieren gran variedad de adaptaciones estructurales para tomar el oxígeno, bien sea del aire o del agua directamente.

Los insectos acuáticos que toman el oxígeno del aire reciben el nombre de *aeropnéusticos.* Ellos poseen espiráculos funcionales, por lo que pueden encontrarse en gran variedad de hábitats acuáticos. Algunos se mantienen en contacto por largos períodos con la interfase aire-agua a través de tubos o sifones respiratorios, como las larvas de mosquito *(Culex, Aedes)* o como los sírfidos *(Eristalis)* (véase figura 18.4).

Otros insectos, en cambio, viven dentro del agua, por lo que deben nadar hasta la superficie para tomar periódicamente oxígeno del aire. Para ello, ciertos coleópteros (Dytiscidae) tienen la capacidad de formar una burbuja de aire debajo de los élitros, que les sirve de reserva mientras están sumergidos (véase figura 18.4). Otros coleópteros y lepidópteros poseen espiráculos ensanchados que les sirven de cámara para almacenar aire.

Ciertos hemípteros y coleópteros están cubiertos de escamas o pelos microscópicos, los cuales no se humedecen, por lo que mantienen secos los espiráculos, que constituyen de esta manera una reserva extra de aire. Este tipo de adaptación morfológica recibe el nombre de *plastron.* Algunos efemerópteros, como ciertos polimitárcidos *(Campsurus),* pueden vivir dentro de tallos de plantas acuáticas de donde toman el oxígeno requerido para su respiración. Este tipo de adaptación se conoce como *respiración endofítica.*

Además, existe un grupo de insectos que toman oxígeno directamente del agua, por lo que reciben el nombre de *hidropnéusticos* (véase figura 18.5). La mayoría no poseen espiráculos funcionales, por lo que su distribución está limitada a hábitats de aguas bien oxigenadas. La mayoría de los insectos hidropnéusticos realizan el intercambio gaseoso directamente a través de la piel, lo que se denomina *respiración cutánea.* Entre estos existe gran número de efemerópteros, plecópteros, odonatos, dípteros, coleópteros y lepidópteros, entre otros. Esta adaptación se presenta en formas muy inmaduras.

Otros insectos, como los efemerópteros, tienen prolongaciones laminares en el abdomen llamadas *agallas,* las cuales les sirven para aumentar la superficie respiratoria de su cuerpo. Los plecópteros cuentan con estas prolongaciones (en este caso filamentosas) en el tórax, y los zigópteros (Odonata) en su extremo caudal (en este caso laminares). Se ha encontrado que este tipo de estructuras es más desarrollado en organismos que viven en medios donde hay déficit de oxígeno, y menos desarrollado en aguas bien oxigenadas. Por ejemplo, los efemerópteros *Campylocia* y *Campsurus* que viven enterrados en el fondo poseen unas de las agallas más desarrolladas entre los insectos acuáticos (véase figura 18.5).

Algunos insectos acuáticos como las pupas de *Simulium* poseen espiráculos funcionales con prolongaciones torácicas ramificadas llamadas *agallas espiraculares* que les sirven para respiración aeropnéustica en caso de que el medio comience a secarse.

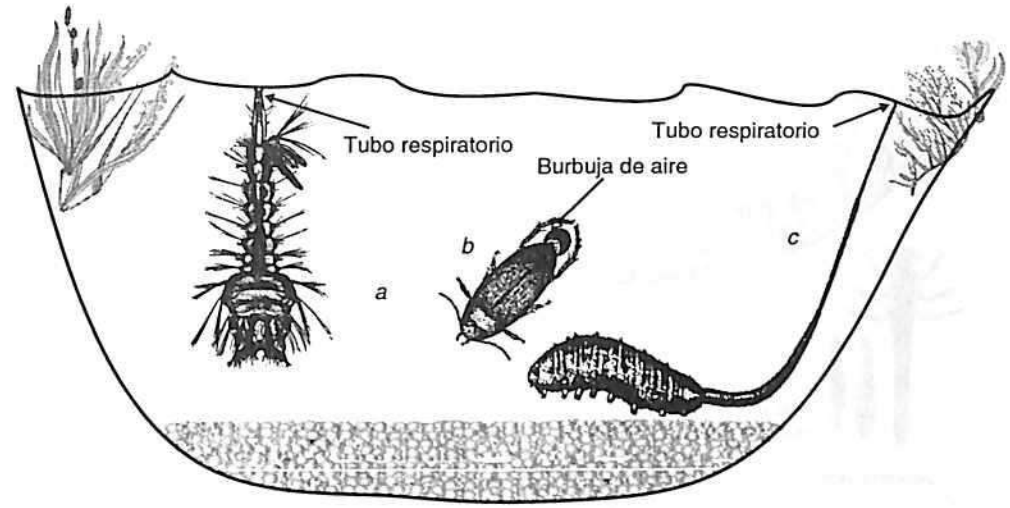


Figura 18.4 Adaptaciones a la respiración aeropnéustica. *a.* Tubo respiratorio en larva de *Culex; b.* Burbuja de aire en un ditíscido; *c.* Tubo respiratorio en larva de *Eristalis.*

Fuente: modificada de Roldán (2003).

Regulación osmótica

También denominada *osmorregulación,* se refiere al mantenimiento de concentraciones específicas de sales o iones en las células. En los procesos metabólicos se pierden sales que deben reemplazarse; por tanto, la concentración de sales en el medio acuático donde viven las larvas desempeña un papel importante en el establecimiento del equilibrio osmótico. Este proceso se torna a veces crítico para los insectos acuáticos que viven en medios de muy baja concentración salina o, por el contrario, de muy alta.

En el caso de baja concentración salina, se favorece el paso del agua hacia el insecto y la salida de iones del organismo hacia el medio. Este tipo de osmorregulación recibe el nombre

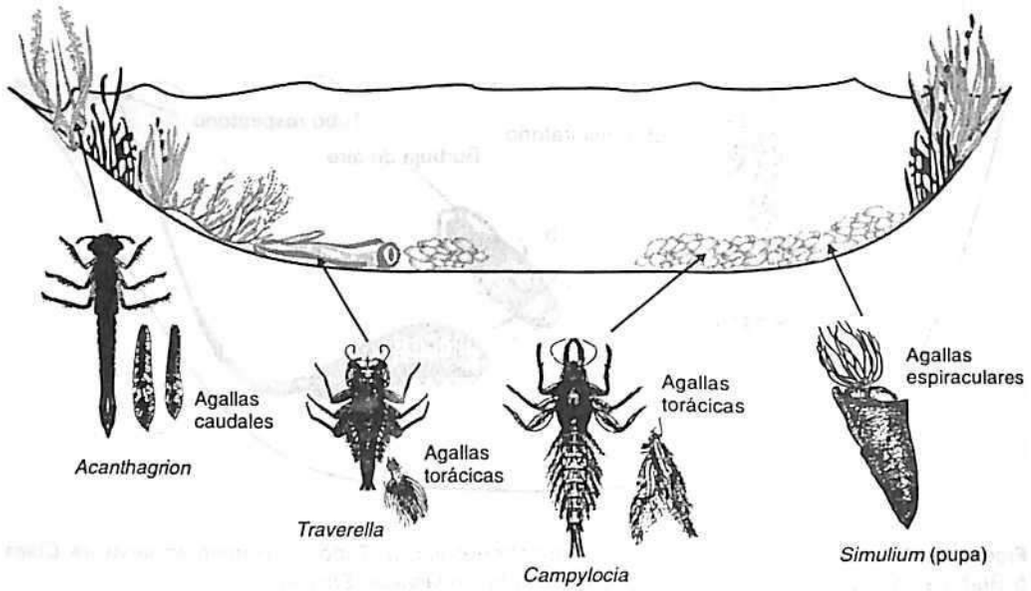


Figura 18.5 Adaptaciones a la respiración hidropnéustica

Fuente: modificada de Roldán (2003).

de *hiperosmótica*. La remoción del exceso de agua se lleva a cabo mediante la excreción de orina diluida, en tanto que los iones se reabsorben, en parte, en el intestino y el recto.

Existen varios mecanismos por medio de los cuales este proceso osmótico se puede llevar a cabo. Uno de ellos es el de las *células de cloruro*, las cuales tienen como función la toma de iones del agua. En los efemerópteros, estas células son especialmente abundantes en las agallas, pero también las pueden tener en otras partes del cuerpo. El mecanismo de funcionamiento es básicamente el siguiente: el número de células de cloruro aumenta cuando disminuye la concentración salina y, al contrario, disminuye cuando aumenta la concentración de sales en el medio.

En otros insectos como dípteros, tricópteros y odonatos se presentan, no células, sino parches de tejidos denominados *epitelio de cloruro*, el cual desempeña básicamente las mismas funciones que las células de cloruro. Los epitelios de cloruro están situados en ciertos dípteros cerca de la apertura anal; en los odonatos, en una cámara rectal; y en los tricópteros, en los segmentos abdominales.

En los culícidos y simúlidos se presentan en el extremo posterior del cuerpo unas prolongaciones llamadas *papilas*, las cuales aumentan o disminuyen de tamaño con el incremento o reducción de sales en el agua. Funcionan, pues, básicamente como las células de cloruro.

Otros insectos, como algunos coleópteros, resuelven el problema de osmorregulación, tomando agua y luego, excretando mucha orina diluida.

El tipo de osmorregulación cuando los insectos viven en medios salinos se conoce como *regulación hipoosmótica*. En este tipo de regulación, los insectos toman el agua del medio concentrada de sales y durante el proceso de excreción reabsorben agua y excretan orina altamente concentrada. Varias especies de hemípteros y dípteros pueden vivir en medios salinos gracias a este tipo de adaptación.

Adaptaciones alimenticias

Existe gran diversidad de hábitos alimenticios en los macroinvertebrados acuáticos. Unos son carnívoros, otros herbívoros, otros detritívoros y otros omnívoros. El alimento puede ser microscópico, conformado en este caso por algas, bacterias, hongos, protozoos, rotíferos y microcrustáceos, entre otros. Quienes se alimentan de este tipo de organismos se denominan *micrófvoros*. El alimento macroscópico está representado por celenterados, platelmintos, anélidos, insectos, crustáceos y moluscos, entre los animales; y por plantas acuáticas, entre los vegetales. Quienes se alimentan de animales o plantas mayores se denominan *macrófvoros*.

Animales *herbívoros* son aquellos que se alimentan de vegetales exclusivamente. Algunas larvas de tricópteros constructoras de casas o refugios, y varios lepidópteros, se alimentan de tejidos vasculares y algas filamentosas. Algunos coleópteros de las familias Hydrophilidae, Chrysomelidae y Curculionidae también se alimentan de algas y tejidos vegetales. Muchos tricópteros, constructores de redes y quironómidos se alimentan fundamentalmente de organismos microscópicos (micrófvoros).

Muchos otros insectos se alimentan de diatomeas y algas incrustadas en troncos y rocas (perifiton). Dentro de esta categoría existe gran variedad de efemerópteros, tricópteros, algunos hemípteros, lepidópteros, algunos dípteros y moluscos.

Los animales *carnívoros* se alimentan de otros animales; celenterados, turbelarios y gran variedad de insectos pertenecen a esta categoría. A los carnívoros que atacan la presa y la devoran de inmediato se les denomina *depredadores*. Los que atacan individuos de la misma especie reciben el nombre de *caníbales*.

Algunos insectos, como los odonatos, están equipados con poderosos labios con los cuales sujetan la presa y luego la devoran (véase figura 18.6). Las larvas de odonatos, inclusive, llegan a devorar peces similares a su tamaño. Los hemípteros tienen sus partes bucales modificadas en un largo pico (rostro) que utilizan para succionar los fluidos del cuerpo de su presa. Los megalópteros están provistos de fuertes mandíbulas masticadoras que los hacen carnívoros y también caníbales. Entre los efemerópteros, dípteros, coleópteros y plecópteros también se encuentran numerosos representantes que son carnívoros. Varias especies de hirudíneos son chupadoras de sangre, por lo que se les considera también dentro de esta categoría.

Los *detritívoros* se alimentan de detritos tanto de origen vegetal como animal, aprovechando al tiempo los hongos y bacterias que en ellos se encuentran. Larvas de plecópteros y tricópteros pertenecen a esta categoría.

Biogeografía y ecología de los insectos acuáticos neotropicales

Illies (1969), basado en sus trabajos realizados en Suramérica, hace referencia a dos grandes grupos de insectos acuáticos: los *adaptados a aguas frías* y los *adaptados a aguas calientes*.

Los adaptados a aguas frías viven en ríos y corrientes de montaña ("ritrón"); por ejemplo, varios efemerópteros, plecópteros y algunos tricópteros, coleópteros y dípteros. Sus larvas presentan ciertas adaptaciones a medios con alto contenido de oxígeno, lo cual se demuestra por la presencia de agallas muy reducidas o ausentes.

Los adaptados a aguas calientes viven en ríos y corrientes de partes bajas neotropicales ("potamón"), como en las cuencas del Amazonas, el Orinoco y el Putumayo. La característica de estos biotopos es la temperatura estable y alta a lo largo del año. El oxígeno sufre aquí fuertes fluctuaciones, lo que restringe la vida para numerosos organismos. Como mecanismo de compensación, los insectos del potamón poseen, por lo regular, agallas respiratorias más grandes, aplanadas y ramificadas, lo que ofrece una mayor superficie para tomar oxígeno. Varios efemerópteros como Euthyplociidae, Polymitarcidae y Leptophlebiidae, algunos odonatos y algunos dípteros pertenecen a esta categoría.

Con relación al origen geográfico, se distinguen dos tipos de insectos: *a.* los *paleoantárticos*, antiguos habitantes de lo que antes era una sola región comprendida por Suramérica, Australia, Nueva Zelandia y La Antártida; y *b.* los *neoárticos*, que a finales del Terciario invadieron los ecosistemas neotropicales provenientes del norte. Al comparar las biocenosis de Suramérica y Europa se observa gran diferencia de especies. Trabajos de otros autores refuerzan la teoría de la deriva continental, basados en el estudio de la estructura de los ensambles de insectos acuáticos (Edmunds, 1972).

Principales grupos de macroinvertebrados acuáticos

Los grupos de invertebrados acuáticos más frecuentes en ríos y lagos son los poríferos, celenterados, platelmintos, nemátodos, moluscos, anélidos, crustáceos e insectos. A continuación se hace un breve comentario acerca de la taxonomía, la ecología y la distribución en el neotrópico de cada uno de ellos. Para mayor información véanse Vanzolini (1964), Hurlbert (1981) y Roldán (1988).

Filo Porifera

A este filo pertenecen las esponjas. La mayoría de los poríferos son marinos, pero unos pocos individuos son de agua dulce. El tamaño de las esponjas es muy variable, dependiendo de la especie, de la edad y del hábitat. Algunas pueden tener solo unos milímetros y otras hasta 25 o 30 cm. Viven tanto en aguas leníticas como lóticas y resisten poco la contaminación. A causa de su tamaño y su forma de vida sésil, que parecen más bien incrustaciones en las rocas y sustratos, son organismos que pasan inadvertidos para la mayoría de los estudiosos de la fauna bentónica.

En Suramérica, los poríferos han sido bien estudiados en Argentina, Chile y Brasil; en el resto de los países neotropicales su conocimiento es prácticamente inexistente. Ezcurra de Drago (1977) habla de 12 géneros y 30 especies de poríferos para Suramérica, principalmente para Argentina y Brasil. La familia más cosmopolita es Spongillidae, con los géneros *Spongilla*, *Uruguaya* y *Ephydatia*. En Colombia aún no existen estudios de poríferos, pero se sabe que son abundantes en nuestros lagos y ríos.

Figura 18.6 *Micrathyria* sp. (Odonata) devorando larvas de mosquito *(Culex)*

Fuente: tomada de Herrera (1989).

Filo Coelenterata

A este grupo pertenecen las hidras de agua dulce, cuyo tamaño varía entre 2 y 25 mm de longitud. Son organismos carnívoros cuya dieta alimenticia incluye cladóceros, copépodos, insectos y anélidos. Sus principales enemigos son los turbelarios, los crustáceos e insectos acuáticos.

Las hidras son habitantes típicos de litorales y aguas corrientes poco profundas; viven adheridas a la vegetación y a troncos, pero también se encuentran flotando en lagunas y embalses. Las hidras son características de aguas limpias. Para el neotrópico se han reportado los géneros *Hydra*, *Microhydra* y *Chlorohydra*, pertenecientes a la familia Hydridae.

Filo Platyhelminthes

Los turbelarios constituyen la clase de platelmintos cuyas formas son predominantemente de vida libre. Al orden Tricladida pertenecen las planarias, organismos ampliamente distribuidos en nuestro medio. Las planarias son organismos de cuerpo alargado y plano y pueden alcanzar tamaños hasta 30 mm.

Los tricládidos viven por lo regular debajo de piedras, troncos, ramas, hojas, en aguas poco profundas, tanto leníticas como lóticas. La mayoría viven en aguas bien oxigenadas, pero algunas especies pueden resistir altos grados de contaminación orgánica. Pérez y Roldán (1978) reportan la presencia de turbelarios en números elevados en el río Rionegro (Antioquia, Colombia) en zonas de alta contaminación orgánica.

Las planarias son carnívoras, pero también se alimentan de animales muertos. Sus principales enemigos son los insectos acuáticos de hábitos depredadores, como los nemátodos, los anélidos y algunos crustáceos.

Para el neotrópico se han reportado cerca de 17 especies de planarias, la mayoría del género *Dugesia* (familia Planariidae), considerándose esta la de mayor distribución en nuestro medio.

Filo Nematomorpha

Por su forma filamentosa similar a un cabello, se les conoce con el nombre de gusanos crin de caballo *(horse hair worms)*. Dada su apariencia filamentosa, es frecuente confundirlos con fibras vegetales como zarcillos, por lo que solo personas experimentadas pueden reconocerlos a simple vista.

Para el neotrópico se han reportado 19 especies, la mayoría de ellas pertenecientes a la familia Chordodidae, géneros *Chordodes*, *Neochordodes* y *Pseudocordode*.

Filo Mollusca

Los moluscos se dividen en dos grupos: los gastrópodos y los bivalvos.

Clase Gastropoda: los gastrópodos, llamados comúnmente caracoles, poseen una concha enrollada en espiral y su tamaño puede variar entre 2 y 70 mm. Viven por lo regular en aguas abundantes en carbonato de calcio (aunque hay excepciones), necesario para la construcción de su concha. Por lo general, están asociados a lugares con mucha vegetación acuática y materia orgánica en descomposición. Abundan en aguas quietas y poco profundas.

Los gastrópodos son muy cosmopolitas. Para el neotrópico se han reportado como de amplia distribución las familias Thiaridae, género *Neritina;* Ampullariidae, géneros *Melanoides, Pomacea* y *Marisa;* Hydrobiidae, géneros por determinar; Melaniidae, género *Pachychillus;* Chilinnidae, género *Chilina;* Lymnaeidae, género *Lymnaea;* Physidae, género *Physa;* Ancylidae, género *Ferrissia;* y Planorbidae, géneros *Drepanotrema* y *Helisoma* (Gómez *et al.*, 2004). Soler (1983) reporta para la sabana de Bogotá las especies *Biomphalaria canonica*, *Lymnaea bogotensis* y *Physa marmorata*.

Los gastrópodos viven en medios de alta dureza y alcalinidad y con abundante materia orgánica en descomposición; se desarrollan por miles en orillas de lagos y ríos y en plantas de tratamiento de aguas residuales.

Clase Bivalvia: los bivalvos tienen un tamaño que varía entre 2 y 180 mm de longitud. Viven tanto en aguas lóticas como leníticas. Es frecuente encontrar bivalvos enterrados en el sustrato o fijados a la vegetación acuática. En general, viven en aguas limpias o poco contaminadas.

En el neotrópico están ampliamente distribuidos, siendo más conocidas las siguientes familias: Hyriidae, géneros *Prisodon*, *Diplo-*

don y *Diplodontites;* Mycetopodidae, géneros *Anodantites, Mycetopoda* y *Fossula;* Corbiculidae, género *Corbicula* y Pisidiidae, géneros *Byssanodonta* y *Eupera.*

Laverde (1982) reporta para Colombia, dentro de la familia Unionidae, los siguientes géneros y especies: *Acostaea rivolii, Anodontites trapecialis, Mycetopoda siliguosa, Castallia ecarinata, Muscullium* sp., *Diplodontites cookeii, Polymesoda placens* y *Triplodon jamauchicensis.*

Filo Annelida

A este filo pertenecen las clases Oligochaeta e Hirudinea, que se consideran de agua dulce.

Clase Oligochaeta: los oligoquetos acuáticos tienen la misma estructura que los terrestres. Su tamaño varía entre 1 y 30 mm. Su alimentación consiste de algas filamentosas, diatomeas y detritos animales y vegetales. Viven, por lo general, en aguas con mucha materia orgánica en descomposición y concentraciones bajas de oxígeno, por lo que se les considera indicadores de contaminación.

Para el neotrópico se han reportado 9 familias y cerca de 48 géneros. A pesar de ello, para el trópico como tal, es poco lo que se conoce, dada la difícil taxonomía que presenta este grupo. La familia mejor conocida es la Tubificidae, por el enorme desarrollo que algunos de sus géneros, como *Tubifex,* alcanzan en aguas extremadamente contaminadas. Se han reportado hasta cerca de 40.000 individuos por metro cuadrado (Roldán *et al.,* 1973). Los géneros más representativos del neotrópico son: *Tubifex tubifex, Limnodrilus hoffmeisteri, L. udekemianus, L. claparedeanus, Bothrioneurum sp., Branchiura sowerbyi, Dero sp.* y *Aulophorus sp.* (De Gaviria, 1993).

Los tubificidos forman tubos en el sustrato fangoso a través de los cuales sacan su cuerpo y lo baten como en búsqueda de aireación del medio.

Clase Hirudinea: los hirudíneos están representados por las sanguijuelas, cuyo tamaño varía entre 5 y 45 mm de longitud. Su cuerpo es aplanado y se caracteriza por poseer una ventosa anterior y otra posterior, las cuales utilizan para fijarse fuertemente al sustrato y para su desplazamiento.

Las sanguijuelas viven por lo regular en aguas quietas, en charcas, lagunas, embalses y en orillas de ríos de poco movimiento, adheridas a vegetación, troncos y prácticamente a todo tipo de sustrato que encuentren a su alrededor. Se alimentan de residuos orgánicos, pero la mayoría son carnívoras, comen caracoles, insectos, lombrices de agua y pequeños invertebrados. Toleran bajas concentraciones de oxígeno, por lo que se les encuentra en gran número en lugares afectados por contaminación orgánica y en zonas de ríos en vías de recuperación. Las sanguijuelas presentan una amplia distribución y en el neotrópico se han reportado desde el nivel del mar hasta el lago Titicaca.

Los hirudíneos suramericanos están representados en 2 órdenes, 7 familias y alrededor de 17 géneros, de los que la familia Glossiphoniidae y sus géneros *Dacnobdella, Hellodella* y *Oligobdella* son los más representativos.

Filo Arthropoda

Representa el grupo más abundante de macroinvertebrados acuáticos. A este filo pertenecen tres grandes clases a saber: Crustacea, Insecta y Arachnoidea.

Clase Crustacea: los crustáceos comprenden un grupo grande y diversificado en las aguas dulces. Gran parte de ellos son microscópicos, como los cladóceros y los copépodos, por lo que aquí son tratados dentro del zooplancton.

Desde el punto de vista de los macroinvertebrados, solo se consideran importantes en aguas continentales los órdenes Amphipoda y Decapoda.

Los anfípodos comprenden varios subórdenes, dentro de los cuales está Gammaridea. A este suborden pertenece la familia Hyalellidae, género *Hyalella,* muy común en los ecosistemas acuáticos tropicales. A veces se encuentran cientos de miles de estos organismos en quebradas u orillas de lagos enriquecidos con materia orgánica.

A los decápodos, por su parte, pertenecen los cangrejos y camarones de río. Las familias más representativas en el neotrópico son: Palaemonidae con el género *Macrobrachium* y Atydae, género *Atya,* entre los camarones; la familia Tricodactylidae con el género *Valdivia* y *Pseudothelphusidae,* género *Hypobolocera,* dentro de los cangrejos.

Por su tamaño, el género *Macrobrachium* es utilizado intensamente para acuicultura. Este género vive en aguas cálidas tropicales limpias y es muy sensible a la contaminación orgánica o industrial.

Clase Insecta: bajo esta clase se agrupan nueve órdenes de insectos, los cuales incluyen familias acuáticas que constituyen la fauna más representativa de lagos y ríos.

Hablar en términos de números de familias y de géneros sería imposible y excedería totalmente el propósito de este libro. Roldán (1988) cita, sólo para Antioquia (Colombia), un mínimo de 70 familias y cerca de 150 géneros ampliamente dispersos y extendidos en todas las corrientes y lagunas de esta región. Por tanto, a continuación solo se describirán algunos de los géneros más representativos en nuestro medio.

- Orden Ephemeroptera: reciben este nombre ya que muchos poseen una vida corta o efímera, pues mientras su estado larvario puede durar varios meses en el agua, su estado adulto sólo dura pocas horas, lo suficiente para encontrar una hembra y fecundarla.

Los efemerópteros viven por lo regular en aguas corrientes, limpias y bien oxigenadas, aunque algunas pocas especies pueden resistir moderados grados de contaminación orgánica. Los géneros más representativos para el neotrópico son *Baetodes, Dactylobaetis, Lachlania, Thraulodes, Leptohyphes, Tricorythodes, Euthyplocia* y *Campsurus.*

- Orden Odonata: los odonatos, llamados también *libélulas* o "caballitos del diablo", son insectos hemimetábolos, cuyo período larval en el agua puede variar de pocos a muchos meses.

Los odonatos viven en pozos, pantanos, márgenes de lagos y corrientes lentas o poco profundas, rodeadas, por lo regular, de abundante vegetación acuática sumergida o emergente.

De cerca de 26 familias existentes, 4 son exclusivamente neotropicales (Pseudostigmatidae, Polythoridae, Perilestidae y Heliocharitidae). La familia Libellulidae es la de más amplia dispersión y son sus géneros más representativos: *Dythemis, Erythemis, Erythrodiplax, Myathyria, Micrathyria, Orthemis, Brechmorhoga, Perithemis* y *Pantala.* Otras familias comunes son: Gomphidae, Aeshnidae, Calopterygidae, Coenagrionidae y Lestidae. Los odonatos son en general grandes depredadores. Se encuentran en aguas oligomesotróficas, propias de ecosistemas lenticos o de poca corriente, pero son poco resistentes a fuentes de contaminación orgánica.

- Orden Plecoptera: los plecópteros son un grupo pequeño y poco diversificado en el trópico. Las ninfas de los plecópteros viven en aguas rápidas, limpias y bien oxigenadas, debajo de piedras, troncos, ramas y hojas. Los plecópteros son prácticamente cosmopolitas. En el neotrópico, la familia predominante es Perlidae, con el género dominante *Anacroneuria.*

- Orden Neuroptera (Megaloptera): constituye un grupo de insectos poco diversificado. Comprende dos familias: Corydalidae y Sialidae. Corydalidae es la familia de más amplia distribución en el neotrópico. El género *Corydalus* representa una de las larvas de insecto de mayor tamaño que se encuentra en el agua; puede alcanzar hasta de 7 cm de longitud.

Viven en corrientes limpias, debajo de piedras, troncos y vegetación sumergida. Son grandes depredadores y los pescadores los utilizan a menudo como carnada.

- Orden Hemiptera: los hemípteros, llamados también "chinches de agua", se caracterizan por poseer las partes bucales modificadas en un "pico" chupador, lo que los hace supremamente depredadores de otros insectos acuáticos.

Los hemípteros viven en remansos de ríos y en ecosistemas lenticos con abun-

dante vegetación. En general, comparten el mismo hábitat de los odonatos y tienen las mismas exigencias ecológicas. Algunos hemípteros resisten altas concentraciones de salinidad, por lo que es frecuente encontrarlos en lagunas costeras y estuarios.

En el neotrópico son muy comunes las familias: Belostomatidae, géneros *Belostoma* y *Lethocerus;* Naucoridae, géneros *Limnocoris, Ambrysus* y *Pelocoris;* Gerridae, géneros *Eurygerris, Trepobates* y *Limnogonus;* Veliidae, géneros *Rhagovelia* y *Microvelia;* Mesovelliidae, género *Mesovelia;* Notonectidae, géneros *Buenoa* y *Martarega;* Corixidae, géneros *Centrocorisa* y *Tenegobia.*

- Orden Coleoptera: constituyen uno de los órdenes más grandes y complejos. Se caracterizan porque muchos representantes viven en el agua, tanto en forma larval como en estado adulto.

Para el medio tropical se han reportado cerca de 17 familias, de las cuales las más comunes son: Dytiscidae, géneros *Rhantus* y *Thermonectus;* Gyrinidae, género *Andogyrus;* Elmidae, géneros *Disersus, Cylloepus, Microcylloepus, Macrelmis, Heterelmis* y *Elsianus;* Psephenidae, género *Psephenops;* Limnichidae, género *Eulimnichus;* y Lutrochidae, género *Lutrochus.*

- Orden Trichoptera: los tricópteros son *insectos holometábolos,* es decir, hacen metamorfosis completa. Viven en todo tipo de hábitats lóticos y leníticos, pero donde alcanzan la mayor diversidad es en los lóticos fríos.

Una de las características más llamativas de los tricópteros es la capacidad para construir "casas" o "refugios" de formas variadas, a partir de residuos vegetales y gránulos de arena o pequeñas piedrecillas. Estos refugios pueden ser fijos o portátiles y en ambos casos les sirven de protección y búsqueda de alimento.

La mayoría de los tricópteros viven en aguas corrientes, limpias y oxigenadas, debajo de piedras, troncos y material vegetal acumulado. Algunas especies viven en aguas quietas y remansos de ríos y quebradas.

Los tricópteros constituyen un grupo muy abundante en el trópico americano. Las familias y géneros más comunes son los siguientes: Calamoceratidae, género *Phylloicus;* Glossosomatidae, géneros *Protoptila* y *Mortoniella;* Helicopsychidae, género *Helicopsyche;* Hydropsychidae, géneros *Leptonema* y *Smicridea;* Leptoceridae, géneros *Atanatolica, Nectopsyche, Triplectides* y *Grumichella;* Hydrobiosidae, género *Atopsyche,* y Odontoceridae, género *Marilia.*

- Orden Lepidoptera: los lepidópteros viven en aguas muy oxigenadas de curso rápido, bajo telas sedosas tejidas sobre superficies de rocas sumergidas y se alimentan de algas. Algunos viven adheridos a plantas acuáticas.

Los lepidópteros acuáticos constituyen un grupo relativamente pequeño de insectos en el neotrópico, y aún muy desconocido. Solo se ha reportado la familia Pyralidae y los géneros *Petrophila* y *Parapoynx* como los de más amplia distribución.

- Orden Diptera: los dípteros constituyen otro de los órdenes de insectos más complejos, más abundantes y más ampliamente distribuidos en el mundo. Son insectos holometábolos y su ciclo de vida es muy variable, dependiendo de las especies; puede ser de semanas en unos, hasta de cerca de un año en otros.

Viven en hábitats muy variados; se encuentran en ríos, arroyos, lagos, embalses, brácteas de bromeliáceas y demás plantas que acumulan agua, en orificios de troncos viejos y aun en las costas marinas (Ramírez *et al.,* 1989). Unos, como los simúlidos, viven en aguas muy limpias y oxigenadas. En cambio los quironómidos, por ejemplo, viven en aguas muy contaminadas.

En el neotrópico se han reportado alrededor de 20 familias, de las cuales las más comunes son: Psychodidae, género *Maruina;* Tipulidae, géneros *Tipula, Limonia* y *Hexatoma;* Blephariceridae, géneros *Limonicola, Paltostoma, Kelloggina* y *Edwardsina;* Culicidae, géneros *Anopheles, Culex* y *Aedes;* Ceratopogonidae, géneros *Culicoides, Probezzia* y *Stilobezzia;* Chironomidae, género *Chironomus;* Simuliidae, género *Simulium;* Tabanidae, géneros *Tabanus* y *Chrysops;* y Muscidae, géneros *Lispe* y *Limnophora.*

Clase Arachnoidea: en esta clase se encuentran los llamados *ácaros de agua* (Hidracarina), que son los aracnoideos verdaderamente acuáticos. Su tamaño es muy variable: y sus rangos pueden estar entre 0,4 y 3,0 mm.

Los ácaros de agua se observan en la mayoría de los hábitats dulceacuícolas. Más comúnmente se encuentran en arroyos, lagos, pantanos, zonas de salpique de cascadas, en brácteas de plantas epifitas y aun en aguas termales.

Los ácaros acuáticos son muy cosmopolitas. En el neotrópico su distribución es generalizada en todos los hábitats, pero su conocimiento taxonómico es muy pobre; solo se han reportado cerca de 12 familias.

Producción de la fauna bentónica

Depende de la estacionalidad en la reproducción de las especies y del estado trófico del ecosistema. Especies que tienen más de una generación por año, como es el caso de la mayoría de los dípteros, representan una importancia mayor como ítem alimenticio para las especies carnívoras, que aquellas que solo tienen una generación anual. Sobre este aspecto aún se conoce muy poco en el trópico americano. Wolf *et al.* (1989), estudiando la emergencia de insectos acuáticos en tres pisos altitudinales en el departamento de Antioquia, encontró en general, una emergencia permanente a lo largo del año en varias familias de dípteros (Ephydridae, Psychodidae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Chironomidae y Tipulidae, entre otras); en cambio, la mayoría de los efemerópteros, tricópteros, plecópteros, lepidópteros y odonatos, aparecían solo en ciertas épocas del año. Esto implica que las especies depredadoras deben cambiar sus hábitos alimenticios a lo largo del año de acuerdo con el tipo de presa y que ciertas especies (principalmente de dípteros), aumenten considerablemente sus poblaciones durante la época de emergencia de sus depredadores.

La producción debida a la fauna de macroinvertebrados acuáticos se incrementa, aparentemente, con la eutrofización de lagos, embalses y ríos. Ecosistemas oligotróficos se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies, pero un bajo número de individuos por cada una de ellas. La producción es baja por la escasez de nutrientes y por una activa depredación entre las diversas especies. En cambio, en medios eutrofizados, el número de especies es bajo, pero el número de individuos por cada una de ellas es alto, favorecido por la abundancia de nutrientes y la escasez de depredadores. En estas condiciones, es frecuente encontrar altas densidades de quironómidos, moluscos y tubifícidos.

La biomasa producida por los macroinvertebrados acuáticos también está asociada con el tamaño de los individuos. Así, por ejemplo, en un río donde abunda el crustáceo *Macrobrachium,* la biomasa total de invertebrados estará en este caso representada en más del 90% por esta sola especie.

Un caso muy especial que debe considerarse es el de las aguas del sistema amazónico, pobres en nutrientes y sin embargo supremamente ricas en peces. Aquí debe entenderse que el principal ítem alimenticio lo constituye el material animal y vegetal alóctono, por lo que los macroinvertebrados acuáticos estarían representando un papel secundario.

Fittkau *et al.* (1975), trabajando en algunos lagos amazónicos, encontraron que tanto la biomasa como la diversidad de especies de macrobentos estaba fuertemente influenciada por la variación del nivel del agua. De este modo, durante el período de aguas bajas se observa gran aumento en la biomasa y, por el contrario, disminución durante la época de inundaciones. Según este autor, el aporte de sedimentos en la época de lluvias y las bajas de oxígeno eran los principales factores que causaban una disminución de biomasa durante dicha época. Así mismo, estos estudios mostraron que los valores de biomasa eran menores en los ríos de aguas negras que en

los de aguas blancas. La diversidad también mostró ser menor en los primeros.

Papel de la comunidad bentónica en la dinámica de los nutrientes

Como se ha visto, la materia orgánica que se va depositando en el fondo de lagos y ríos entra en un proceso de descomposición durante el cual se liberan los nutrientes, los que deben regresar al cuerpo de agua para continuar así el ciclo de producción. En este paso, los organismos bentónicos desempeñan un papel importante en la remoción de estos nutrientes. Muchos de ellos, que viven sobre el fondo o enterrados en él como oligoquetos, tubifícidos, quironómidos y algunos efemerópteros, en su proceso de movimiento para buscar alimento, oxígeno y protección, remueven los sedimentos, ayudando de esta manera a liberar los nutrientes allí atrapados.

La magnitud de este poder de remoción depende básicamente del tamaño de los organismos, de la diversidad de sus poblaciones, de su actividad y de la capacidad de penetrar en el sedimento.

La capacidad que tienen algunos organismos bentónicos de abrir túneles en el fondo, ofrece la ventaja de airear los sedimentos y, por tanto, acelerar la descomposición de la materia orgánica. Son funciones similares a las que ejecutan las lombrices de tierra al removerla y airearla en los campos de cultivo.

Métodos de recolección y estudio de macroinvertebrados acuáticos

Para la recolección y estudio de macroinvertebrados acuáticos existen varios métodos dependiendo del tipo de sustrato y del tipo de estudio, si es cualitativo o cuantitativo.

Sustratos pedregosos: si se trata de corrientes con sustratos pedregosos el método más utilizado es el de red de pantalla. Consiste en una red de malla metálica o plástica como la usada para construir mosquiteros. Su tamaño es de aproximadamente 1 m^2 y está sujetada a cada lado por dos palos de 1,5 m (véase figura 18.7). Para recolectar las muestras, una persona coloca la malla sobre el fondo del río y otra remueve dicho fondo en contra de la corriente. De esta manera, las larvas removidas del sustrato son atrapadas. En este tipo de hábitat también es muy útil levantar con la mano piedras y troncos y con una pinza tomar los organismos a ellos adheridos. Este método es cualitativo, es decir, solo se determina la riqueza de especies, pero no su abundancia por unidad de área. Sin embargo, es muy útil, puesto que brinda información acerca de la calidad del ecosistema. Alta diversidad de especies es síntoma de buena calidad del mismo; por el contrario, baja diversidad es signo de deterioro del hábitat o de una condición natural del mismo.

Si se desean tomar muestras cuantitativas en sustratos pedregosos se utiliza la red Surber (véase figura 18.7). La conforman un marco metálico de 900 cm^2, al cual está unida una red cónica y de tejido muy fino (menos de 0,5 mm). El marco metálico se coloca sobre el fondo, en contra de la corriente, y se remueve con la mano el área demarcada. Las larvas removidas quedan automáticamente atrapadas en la red. Este método permite conocer el número de individuos por unidad de área o su biomasa, si se desea. Así se puede comparar la producción de un río en diferentes tramos o de varios ríos entre sí.

Sustratos fangosos: los lagos y los remansos de los ríos son por lo regular de naturaleza fangosa y blanda. Este tipo de hábitat es, en muchos casos, rico en materia orgánica en descomposición, por lo que a menudo pueden ocurrir bajas de oxígeno, que restringen la vida a solo unas pocas especies. Es conveniente muestrear este tipo de fondo con la ayuda de una draga, de las que la Ekman la más usada (véase figura 18.7). Esta draga toma muestras de fondo de un área de 625 cm^2. El fango se lava en un cernidor de menos de 0,5 cm de diámetro y las larvas se llevan luego al laboratorio para identificación y conteo. De este modo se obtiene una muestra cuantitativa, puesto que se pueden conocer el número de organismos y su biomasa total por unidad de área.

Orillas con vegetación: los bancos de las corrientes y sus orillas con vegetación son, por lo regular, muy ricos en macroinvertebrados. Allí viven especialmente numerosas larvas de odonatos, hemípteros, moluscos y crustáceos. Tomar muestras cuantitativas aquí es muy difícil; por ello, lo más utilizado es el muestreo cualitativo con una red de mano tipo D-net o triangular (véase figura 18.7). Con la ayuda de esta red se remueven las orillas y la vegetación, atrapando de esta forma las larvas allí existentes. Se podría hacer una muestra semicuantitativa, demarcando un área de barrido, por ejemplo, de 2 m de longitud. El material recolectado en esta área se cuenta y se pesa para determinar su biomasa.

También existen métodos *pasivos* de recolección de macroinvertebrados acuáticos. Uno de ellos consiste en colocar varias piedras en una canasta de alambre o plástico, y sumergirla en el agua por cerca de cuatro semanas, al cabo de las cuales se observan en el laboratorio los organismos que la han colonizado. El método podría ser cuantitativo si se calcula el área cubierta por las piedras sumergidas. También existe el método de las placas de madera de área conocida, en el cual ellas se colocan sobre un eje a 1 cm de distancia cada una (véase figura 18.7). Luego, son sumergidas y se espera colonización por larvas en un periodo aproximado de un mes; también es un método cuantitativo. Para mayores detalles véanse McCafferty (1981), Merrit y Cummins (1996) y Roldán (1999, 2003).

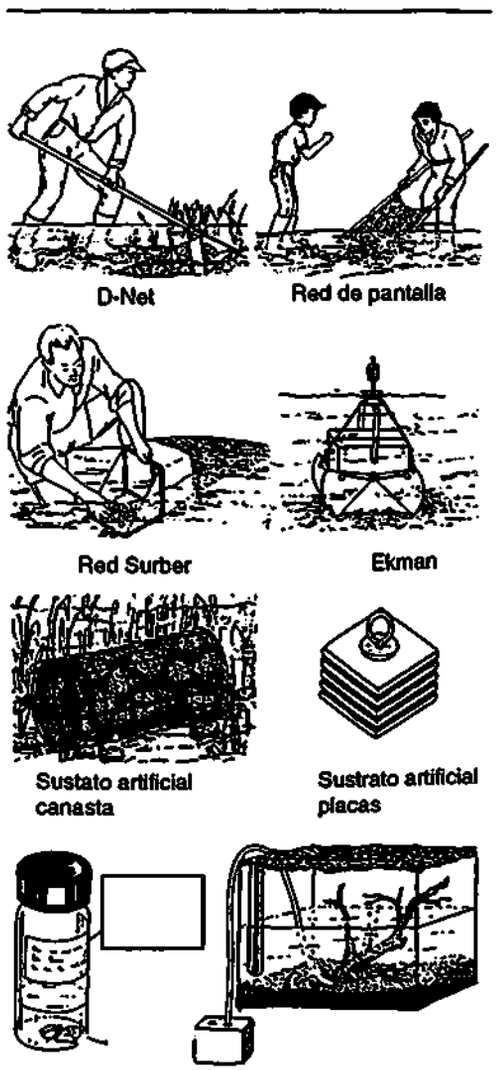


Figura 18.7 Métodos de recolección de macroinvertebrados acuáticos

Fuente: tomada de Roldán (1992).

Los macroinvertebrados acuáticos y su uso como bioindicadores de la calidad del agua

El uso de macroinvertebrados como indicadores de calidad del agua se basa en el hecho de que dichos organismos ocupan un hábitat a cuyas exigencias ambientales están adaptados. Cualquier cambio en las condiciones ambientales se reflejará, por tanto, en las estructuras de las comunidades que allí habitan.

Un río que ha sufrido los efectos de la contaminación es el mejor ejemplo para ilustrar los cambios que suceden en las estructuras de los ensambles, las cuales cambian de complejas y diversas con organismos propios de aguas limpias, a simples y de baja diversidad

con organismos propios de aguas contaminadas. La cantidad de oxígeno disuelto, el grado de acidez o basicidad (pH), la temperatura y la cantidad de iones disueltos (conductividad) son a menudo las variables a las cuales son más sensibles los organismos. Dichas variables cambian fácilmente por contaminación industrial y doméstica.

De lo mucho que se conozca de la ecología de los organismos, depende el grado de confianza que estos ofrezcan en la evaluación de un ecosistema acuático. Se puede hablar simplemente de grandes grupos, como por ejemplo, decir que en términos generales los efemerópteros, plecópteros y tricópteros son indicadores de aguas limpias y que los anélidos y ciertos dípteros (quironómidos) son indicadores de aguas contaminadas. Pero si se quiere ser más preciso, debe hablarse de familia, de género y mejor aún de especie, pues no todos los efemerópteros son igualmente indicadores de aguas claras, ni todos los anélidos, de aguas contaminadas.

Warren (1971) y Hynes (1974) abordan extensamente este tema y sientan las bases para el estudio de la fauna acuática en general como indicadora de la calidad del agua. El principio es relativamente simple: bajo condiciones adversas los organismos se adaptan o perecen; por tanto, el tipo de ensamble que se encuentre en un ecosistema debe reflejar las condiciones ambientales que allí están prevaleciendo. Roldán (1988) presenta una guía para el estudio de los macroinvertebrados de Antioquia, pero en buena parte aplicable a medios neotropicales similares. Allí se dan los fundamentos para la clasificación de los ecosistemas acuáticos de América tropical, basados en organismos propios de esta región.

Bases de la bioindicación

En los últimos años el concepto de calidad del agua ha ido cambiando rápidamente de un enfoque puramente fisico y químico a otro que integra todos los componentes del ecosistema. Recientemente, el Parlamento Europeo, mediante la Directiva Marco COM-97, aceptó el término *estado ecológico* como una medida de la calidad del agua. Para el desarrollo de este concepto se propone la *cuenca hidrográfica* como unidad de estudio. La determinación del estado ecológico de cada cuenca hidrográfica se realizará de acuerdo con unas condiciones de referencia que deberán compararse con los datos de los diferentes ecosistemas acuáticos de una cuenca de características similares (ríos, lagos, embalses, etc.) (Prat y Munné, 1999). La norma europea citada establece como factores esenciales para determinar el estado ecológico de las aguas, a los ensambles de organismos como indicadores del estado ecológico de los diferentes ecosistemas acuáticos. Esta variable deberá ir acompañada de las mediciones fisicas y químicas correspondientes, al igual que de una descripción del estado en el cual se encuentran las respectivas riberas. Basados en la consideración anterior, se propone iniciar el estudio del estado ecológico de las cuencas de los Andes colombianos, utilizando los macroinvertebrados como bioindicadores de la calidad del agua.

Se considera que un organismo es un buen indicador de calidad del agua cuando se encuentra invariablemente en un ecosistema de características definidas y cuando su población es en porcentaje superior o ligeramente similar al resto de los organismos con los que comparte el mismo hábitat. Así, por ejemplo, en ríos de montaña de aguas frías, transparentes, oligotróficas y bien oxigenadas, se espera encontrar poblaciones dominantes de efemerópteros, tricópteros y plecópteros; pero también se espera hallar, en bajas proporciones, odonatos, hemípteros, dípteros, neurópteros, ácaros, crustáceos y otros grupos menores. Por el contrario, en ríos y quebradas que están siendo contaminados con materia orgánica, de aguas turbias, con poco oxígeno y eutrofizadas, se espera encontrar poblaciones dominantes de oligoquetos, quironómidos y ciertos moluscos; pero ocasionalmente pueden presentarse algunos pocos individuos que se consideran indicadores de aguas limpias. En situaciones intermedias, es decir, en aguas que comienzan a mostrar síntomas de contaminación o, por el contrario, que comienzan

a recuperarse, es común lapresencia de poblaciones dominantes de turbelarios, hirudíneos, ciertos moluscos, quironómidos y oligoquetos, mezclados en menor proporción con ciertos efemerópteros y tricópteros (Roldán, 1999, 2003) (véanse figuras 18.8 a 18.11).

El estado de conocimiento que se tiene en Colombia y en general en el neotrópico de la fauna de macroinvertebrados acuáticos, aún no permite llegar a un refinamiento del sistema de evaluación, contrario a lo que sucede en Estados Unidos y en Europa, donde se dispone de claves hasta el nivel de género y especie para la mayor parte de la fauna existente.

El método BMWP/Col

El *Biological Monitoring Working Party* (BMWP) fue establecido en Inglaterra en 1970, como un método simple y rápido para evaluar la calidad del agua usando los macroinvertebrados como bioindicadores. Las razones para ello fueron básicamente económicas y del tiempo que se requiere invertir. El método

Figura 18.8 Macroinvertebrados bioindicadores de aguas limpias

Fuente: modificada de Roldán (2003).

Figura 18.9 Macroinvertebrados bioindicadores de aguas medianamente contaminadas

Fuente: modificada de Roldán (2003).

sólo necesita llegar hasta nivel de familia y los datos son cualitativos (presencia/ausencia). El puntaje va de 1 a 10, de acuerdo con la tolerancia de los diferentes grupos a la contaminación orgánica (véase tabla 18.1). Las familias más sensibles, como Perlidae y Oligoneuriidae, reciben un puntaje de 10; en cambio, las más tolerantes a la contaminación, como por ejemplo Tubificidae, recibe una puntuación de 1 (Armitage y Petts, 1992). La suma de los puntajes de todas las familias da el puntaje total BMWP. El puntaje promedio por taxón conocido como ASPT *(Average Score Per Taxon)*, esto es, el puntaje total BMWP dividido por el número de taxa, es un índice particularmente valioso para la evaluación del sitio. Los valores ASPT van de 0 a 10; un valor bajo de ASPT asociado con un puntaje bajo de BMWP indicará condiciones graves de contaminación. Basados en el conocimiento que actualmente se tiene en Colombia de los diferentes grupos de macroinvertebrados hasta el nivel de familia, se propone utilizar el método BMWP/Col como una primera aproximación para evaluar los ecosistemas acuáticos de Colombia (Roldán, 1988, 1997, 1999, 2003). Zúñiga de Cardozo *et al.* (1997) fueron los primeros que adoptaron este método para algunas cuencas del Valle del Cauca, Colombia.

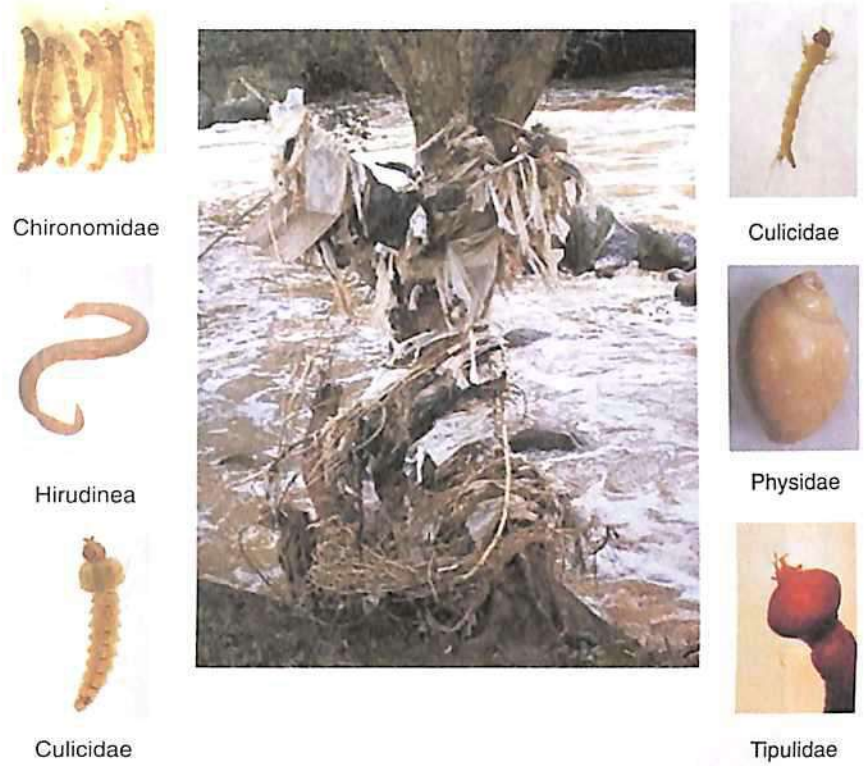
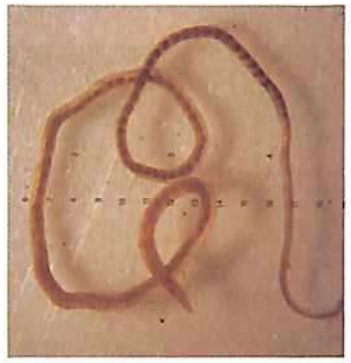


Figura 18.10 Macroinvertebrados bioindicadores de aguas muy contaminadas

Fuente: modificada de Roldán (2003).

Mapas de calidad de agua

La tabla 18.2 muestra las cinco clases de calidad del agua resultantes de sumar la puntuación obtenida por las familias encontradas en un ecosistema determinado. El total de los puntos se designan como valores BMWP/Col. De acuerdo con el puntaje obtenido en cada situación, se califican las distintas clases de agua, asignándoles a cada una un color determinado. Este color es el que se usa luego para marcar los ríos y corrientes en el mapa de la región estudiada.



Tubificidae

Figura 18.11 Macroinvertebrados bioindicadores de agua críticamente contaminadas

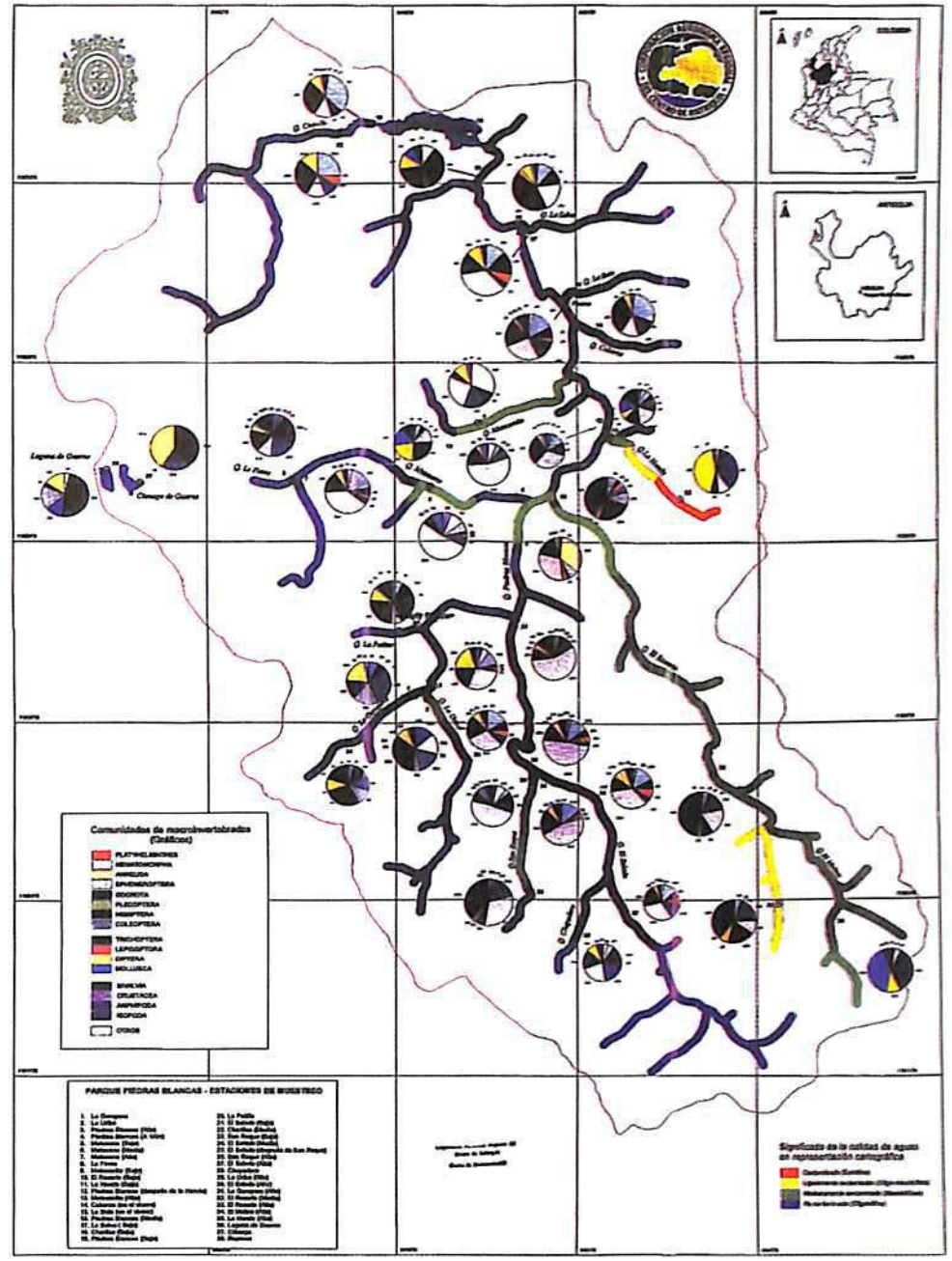


Figura 18.12 Mapa de calidad de agua del Parque Piedras Blancas, Antioquia (Colombia)

Fuente: tomada de Roldán et al. (2001).

Tabla 18.1 Puntajes de las familias de macroinvertebrados acuáticos para el índice BMWP/Col

Familias	*Puntajes*
Anomalopsychidae, Atriplectididae, Blephariceridae, Calamoceratidae, Ptilodactylidae, Chordodidae, Gomphidae, Hydridae, Lampyridae, Lymnessiidae, Odontoceridae, Oligoneuriidae, Perlidae, Polythoridae, Psephenidae	10
Ampullariidae, Dytiscidae, Ephemeridae, Euthyplociidae, Gyrinidae, Hydrobiosidae, Leptophlebiidae, Philopotamidae, Polycentropodidae, Xiphocentronidae	9
Gerridae, Hebridae, Helicopsychidae, Hydrobiidae, Leptoceridae, Lestidae, Palaemonidae, Pleidae, Pseudothelpusidae, Saldidae, Simuliidae, Veliidae	8
Baetidae, Caenidae, Calopterygidae, Coenagrionidae, Corixidae, Dixidae, Dryopidae, Glossosomatidae, Hyalellidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae, Leptohyphidae, Naucoridae, Notonectidae, Planariidae, Psychodidae, Scirtidae	7
Aeshnidae, Ancylidae, Corydalidae, Elmidae, Libellulidae, Limnichidae, Lutrochidae, Megapodagrionidae, Sialidae, Staphylinidae	6
Belostomatidae, Gelastocoridae, Hydropsychidae, Mesoveliidae, Nepidae, Planorbiidae, Pyralidae, Tabanidae, Thiaridae	5
Chrysomelidae, Stratiomyidae, Haliplidae, Empididae, Dolichopodidae, Sphaeriidae, Lymnaeidae, Hydraenidae, Hydrometridae, Noteridae	4
Ceratopogonidae, Glossiphoniidae, Cyclobdellidae, Hydrophilidae, Physidae, Tipulidae	3
Culicidae, Chironomidae, Muscidae, Sciomyzidae	2
Tubificidae	1

Fuente: tomada de Roldán (2003).

Tabla 18.2 Clases de calidad de agua, valores BMWP/Col, significado y colores para representaciones cartográficas de corrientes

Clase	*Calidad*	*BMWP/Col*	*Significado*	*Color*
I	Buena	150 101-120	Aguas muy limpias, no contaminadas o poco alteradas	Azul
II	Aceptable	61-100	Aguas ligeramente contaminadas	Verde
III	Dudosa	36-60	Aguas moderadamente contaminadas	Amarillo
IV	Crítica	16-35	Aguas muy contaminadas	Naranja
V	Muy crítica	< 15	Aguas fuertemente contaminadas	Rojo

Sección IV

Uso y manejo de los ecosistemas acuáticos

19

La contaminación del agua

Se puede definir como la adición de sustancias alóctonas o microorganismos que deterioran su calidad. La *calidad* se refiere a la aptitud del agua para los usos beneficiosos a que se ha venido dedicando en el pasado, esto es, para bebida del hombre y de los animales, para el soporte de una vida sana, para el riego de cultivos y para recreación. Un contaminante puede ser de origen inerte, como plomo, mercurio, detergentes; o de origen vivo, como el ocasionado por microorganismos provenientes de desechos domésticos (aguas negras principalmente).

Desde el punto de vista ecológico, la calidad del agua tiene una connotación un poco diferente a la requerida para usos domésticos, agrícolas o industriales. En un ecosistema acuático natural puede ser muy diversa; ciertos ecosistemas, a pesar de tener concentraciones elevadas de sales, durezas y alcalinidades, y valores de pH muy ácidos o muy básicos, pueden tener comunidades estables y adaptadas a vivir en dichos medios. En estos casos, la calidad del agua depende fundamentalmente de los aportes naturales dados por las lluvias y por la naturaleza geoquímica del terreno.

A menudo se utilizan indistintamente los términos "contaminación" y "polución" para indicar el deterioro de la calidad de un cuerpo de agua. Branco (1984) hace una diferencia entre estos dos términos que es conveniente indicar. La palabra "polución" proviene del latín *polluere,* que significa manchar, ensuciar. En cambio, *contaminación,* proviene del latín *contaminare,* que significa mezclar, infectar, ensuciar, manchar. En la literatura médica, infectar por contacto es muy usado; en este sentido, contaminar se refiere al contagio por medio del agua y no a los aspectos dinámicos y ecológicos de la polución.

De acuerdo con Branco (1984), la palabra *contaminación* se refiere a la simple transmisión de elementos por el agua, compuestos o microorganismos que pueden perjudicar la salud del hombre o de los animales que la beben. En este caso, el agua desempeña el papel de vehículo del agente contaminante y no de ambiente ecológico alterado; en otras palabras, la calidad del agua puede ser alterada sin que el ecosistema como tal sea perturbado. En cambio, la palabra "polución" se refiere más a los efectos ecológicos, que implican transformaciones del medio ambiente de forma tal que este se tornaría inapropiado para el desarrollo normal de las poblaciones acuáticas. A menudo, tales cambios no interfieren con la calidad del agua para consumo humano o de animales. Por ejemplo, una reducción de oxígeno disuelto en el agua puede no tener efectos para el uso doméstico, pero sí graves consecuencias para el mantenimiento de las comunidades acuáticas.

Como puede observarse, frecuentemente las aguas contaminadas por las actividades industriales y domésticas, son al mismo tiempo inapropiadas para uso humano y animal, y

estar ecológicamente perturbadas. En vista de que en Latinoamérica está más extendido el uso de la palabra "contaminación", se seguirá usando en el presente libro.

Historia de la contaminación

La preocupación por el suministro de agua potable y recolección de aguas negras alcanzó niveles muy avanzados en los imperios mesopotámicos de Asia y Babilonia. En minas descubiertas cerca de Bagdad se han encontrado evidencias de letrinas y alcantarillas que datan desde 2.500 años a. C. Situaciones similares se han descubierto en India en la misma época.

La civilización prehelénica en la isla de Creta (3.000 a 1.000 años a. C.) transportaba agua bajo presión y recolectaba sus desechos mediante sistemas de alcantarillas. Parte de estos sistemas aún operan en el lugar. Las llamadas *cloacas romanas* fueron diseñadas principalmente para canalizar agua superficial y subterránea. Existen reportes del manejo de aguas residuales por parte de indígenas precolombinos en México y Colombia. En Londres en 1815, Boston en 1833, París en 1880 y Bogotá en 1810, se dictaron leyes respecto a la disposición de aguas negras.

A pesar de estos intentos por sanear las aguas, el acelerado desarrollo industrial y agrícola de fines del siglo XIX y principios y mediados del XX, y la explosión demográfica de las últimas décadas, agravaron de tal manera el problema que los países más industrializados han comenzado a desarrollar soluciones prácticas para el control de la contaminación. Ríos como el Rin en Alemania, el Sena en Francia y el Támesis en Inglaterra, son un ejemplo de cómo un ecosistema puede ser recuperado ecológicamente.

Fuentes de contaminación acuática

Las principales fuentes son las industrias, la agricultura y los desechos domésticos. Hynes (1974) describe varios ejemplos de lo que pudiera llamarse *contaminación natural*. Dicho autor cuenta que un río en Inglaterra apareció contaminado con una sustancia tóxica proveniente de cierto tipo de abetos y cedros. La descomposición natural de la materia orgánica, acumulada en exceso, causa cambios drásticos en la concentración de oxígeno y valores de pH que a veces pueden ser mortales para los peces. El arrastre de sedimentos por fuertes crecientes enturbia el agua y destruye hábitats que sirven de desove y refugio para muchos organismos.

Pero la contaminación provocada por el hombre es la que está poniendo en peligro la vida en el agua, por el exceso de carga orgánica que agota el oxígeno y la presencia de sustancias tóxicas y metales pesados. Por otro lado, la agricultura moderna se ha convertido en una de las más graves amenazas para la vida en el agua y para la salud humana. Miles de kilómetros cuadrados de cultivos son rociados en el mundo a diario con todo tipo de sustancias tóxicas a base de fósforo, cloro, cobre, zinc, arsénico y mercurio, y algunas de ellas se acumulan, en último término, en las cadenas alimenticias, y ponen en peligro la salud del hombre, hasta el punto de, incluso, causar malformaciones genéticas.

Igualmente, el uso masivo de abonos para fertilizar los terrenos de cultivo está ocasionando graves problemas de eutrofización en lagos, embalses y ríos. Como consecuencia de ello, proliferan las algas y las plantas acuáticas, lo que, a su vez, provoca cambios drásticos en la fisicoquímica del agua.

Tipos de contaminantes y actividades que los generan

Varias clases de sustancias pueden llegar a contaminar el agua. Unas causan turbiedad, otras disminuyen el oxígeno disuelto, otras provocan cambios de pH, otras son tóxicas, algunas aumentan la salinidad y otras incrementan su temperatura.

Sólidos en suspensión: provienen de la erosión de los suelos, actividades mineras, agrícolas e industriales. Estas sustancias enturbian el agua y disminuyen la actividad fotosintética; causan daño a branquias y agallas de organismos acuáticos y perturban los lugares de desove y refugio.

Sustancias tóxicas: ante todo, debe diferenciarse la acción de un tóxico para una persona o animal que ocasionalmente lo ingiere con la bebida de agua y la acción para aquellos organismos que viven en el agua en permanente contacto con él. El fenómeno de *bioacumulación* o magnificación de los contaminantes es ya bien conocido. Algunas sustancias como el dicloro difenil tricloroetano (DDT) pueden estar en el agua en concentraciones no tóxicas para consumo, pero sí pueden estarlo en peces o aves acuáticas que sirven de alimento para el hombre. Dicha sustancia se va acumulando cada vez más en niveles tróficos superiores hasta el punto de que en un pez o en un pato, por ejemplo, su concentración puede ser cientos de veces superior a la del agua.

El problema más grave se concentra en aquellas sustancias recalcitrantes o resistentes a la descomposición microbiana, cuyo poder acumulativo en el agua y en los organismos pone en peligro la estabilidad del ecosistema y la vida animal y humana. Entre estas se encuentran los metales pesados, extremadamente tóxicos. La tabla 19.1 muestra los principales procesos industriales en los cuales se utilizan los metales pesados. El zinc, por ejemplo, puede causar la muerte a peces, en concentraciones aún inferiores a 1 mgL^{-1}. El zinc y el cobre en el agua provocan un proceso fisicoquímico de coagulación de mucosidad en la región branquial de los peces, lo que puede incrementarse por un alto grado de turbulencia en el agua (Branco, 1984). La presencia del Zn y el Cu en el agua proviene normalmente de compuestos usados en la agricultura para controlar hongos y plagas animales, y también de la actividad industrial.

El plomo es otro contaminante acumulativo en los organismos acuáticos y en el hombre causa la enfermedad conocida como *saturnismo*. Su presencia en el agua se debe a actividades industriales, principalmente fábricas de baterías y materiales eléctricos.

El mercurio es uno de los metales pesados de mayor preocupación en el mundo por su acción extremadamente tóxica para los organismos y el hombre. El mercurio en forma metálica y sus sales minerales se consideran poco tóxicas, pero en compuestos orgánicos, como los metilados, su acción se torna altamente tóxica para el hombre como último consumidor de pescados y mariscos que lo acumulan en sus tejidos. Este fue el caso de la bahía de Minamata, en Japón, cuando en 1956 se descubrió un envenenamiento masivo, por mercurio, de personas y animales domésticos.

El mercurio metálico en los sedimentos es atacado por bacterias, provocando una reacción de metilación para formar "metilmercurio" y luego "dietilmercurio". La reacción es la siguiente:

$$Hgo \rightleftharpoons Hg^{++} \rightleftharpoons CH_3H^{+} \rightleftharpoons (CH_3)_2\,Hg.$$

El dietilmercurio $(CH_3)_2\,Hg$ es un compuesto muy volátil, por lo que gran parte escapa a la atmósfera; pero el metilmercurio queda en el agua, se incorpora rápidamente en los organismos y provoca un efecto acumulativo creciente en las cadenas tróficas. En el caso Minamata (río Agano, Japón) se comprobó que mientras la concentración de Hg en el agua era de 0,1 ppm, en las algas era de 10 ppm y en los peces de 40 ppm. Por tanto, cuando se sospeche contaminación por mercurio, los análisis valederos deben realizarse en los últimos eslabones de las cadenas alimenticias y no en el agua o sedimentos.

Casos graves de contaminación se presentaron en la bahía de Cartagena (Colombia), pero el grado y gravedad del problema no fue suficientemente conocido. En la actualidad, en Colombia la minería de tipo aluvial usa grandes cantidades de mercurio para rescatar oro de los sedimentos. Investigaciones previas realizadas por el Centro de Investigaciones Ambientales de la Universidad de Antioquia (datos no publicados) revelaron la presencia de cantidades superiores a los valores mínimos permisibles por la Organización Mundial de la Salud en los tejidos de los peces. Problemas similares de contaminación por

Tabla 19.1 Procesos industriales en los cuales se utilizan metales pesados

Proceso industrial	*Cd*	*Cr*	*Cu*	*Fe*	*Hg*	*Mn*	*Pb*	*Ni*	*Sn*	*Zn*
Papel		x	x		x		x	x		x
Petroquímica	x	x		x	x		x		x	x
Soda cáustica	x	x		x	x		x		x	x
Fertilizantes	x	x	x	x	x	x	x	x		x
Refinería	x	x	x	x			x	x		x
Metalurgia	x	x	x	x	x		x	x	x	x
Metales diferentes a Fe		x	x		x		x			x
Industria automotriz y aeronáutica	x	x	x		x			x		
Vidrio, cemento y asbesto		x								
Textiles		x								
Industria del cuero		x								
Planta a vapor (calderas)		x								

Fuente: tomada de Förstner y Müller (1974).

mercurio se presentan en varios tributarios del Amazonas, causados por los mineros de oro, llamados *garimpeiros.*

Compuestos de mercurio son usados en la agricultura, producción de soda cáustica, productos farmacéuticos, pinturas, catalizadores y explosivos, entre otros.

A partir de la segunda guerra mundial comenzó a utilizarse el DDT (dicloro difenil tricloroetano) como agente insecticida, primero para uso doméstico y luego a gran escala en la agricultura y el control de malaria. Con el tiempo se comprobó que su uso repetido originaba poblaciones de insectos resistentes a esta sustancia y, además, causaba efectos acumulativos en las cadenas tróficas.

Por otra parte, los insecticidas fosforados son más tóxicos para los animales y el hombre, pero desde el punto de vista ecológico se descomponen más rápidamente en el ambiente.

Para la agricultura el hombre también ha desarrollado los herbicidas, sustancias que tienen la capacidad de erradicar malezas de cultivos. Su acción es semejante a la de las hormonas vegetales naturales de crecimiento, salvo que en vez de localizarse en las regiones apicales, están distribuidas en todas las células, hasta provocar reproducción desordenada de las mismas e inhibir el crecimiento apical. Los herbicidas más ampliamente conocidos son el 2,4,D y 2,4,5T, amidas, carbamatos, fenoles, alifáticos y otros.

Se ha comprobado que los insectos, moluscos y crustáceos mueren cuando se ponen en contacto con concentraciones de 0,1 a 3,3 mgL^{-1} de 2,4,D y 2,4,5T y los peces son sensibles a concentraciones de 0,5 mgL^{-1} de 2,4,D. Se han comprobado, también, efectos teratogénicos en humanos por datos obtenidos en habitantes de Vietnam afectados por las sustancias defoliadoras usadas durante la guerra.

Actividades mineras: la minería de carbón también puede causar graves problemas de contaminación en los ecosistemas acuáticos. Casos estudiados en Inglaterra, Estados Unidos y Brasil han comprobado este hecho (Branco, 1984). El problema se origina por una alta presencia de pirita (sulfuros de hierro, FeS_2) en el carbón, la cual se descompone en presencia del oxígeno del aire, y forma ácido sulfúrico y

compuestos de hierro, contaminando los suelos y el agua. Las reacciones que ocurren son las siguientes:

$$2FeS_2 + 2H_2O + 7O_2 \longrightarrow 2FeSO_4 + 2H_2SO_4$$

El ácido sulfúrico baja el pH del agua hasta niveles tóxicos. El hierro, por su parte, pasa de ferroso a férrico, formando con el carbón costras duras y gruesas que destruyen los hábitats de la fauna bentónica y afectan la visión de los peces. Este hecho se ha comprobado en los ríos de Santa Catarina (Brasil) (Branco, 1984).

Detergentes: por su composición química (son agentes activos y reforzadores), tienen la propiedad de limpiar con mayor rapidez y ser más eficientes en aguas con alto contenido de Ca^{++} y Mg^{++} reemplazando en gran parte el jabón tradicional.

Los detergentes más comunes son el ABS (alquil benceno sulfonato) y LAS (alquil benceno sulfonato lineal). Se ha demostrado que los detergentes tipo ABS, a causa de sus cadenas de hidrocarburos ramificadas, son poco biodegradables, por lo que su acción perdura por semanas y aun meses en el agua. La figura 19.1 muestra el río Medellín, 80 km aguas abajo de la ciudad, cubierto de espumas originadas por detergentes usados en la industria y entornos domésticos. Estos compuestos bajan la tensión superficial del agua, por lo que ejercen un efecto de oxigenador y contribuyen, además, a la eutrofización, debido al contenido de fosfatos incorporados en su molécula como agente reforzante. Los detergentes se convierten en agentes recalcitrantes en el tratamiento biológico de aguas negras.

Figura 19.1 Contaminación del río Medellín cerca de Porce (Colombia)

Fuente: tomada de Roldán (2003).

Sales: son el producto de la neutralización ácido-base, procedimiento frecuente en la industria. Un aumento de sales en los ecosistemas acuáticos ocasiona problemas de osmorregulación de los organismos, y puede llegar a eliminar a los menos tolerantes. Por lo regular, un medio salino presenta poblaciones con baja diversidad de especies, pero alto número de individuos por especie.

Radiactividad: la generación de energía nuclear, las pruebas atómicas y el uso de sustancias radiactivas en medicina y bioquímica, son una fuente de elementos radiactivos en el ambiente, los cuales causan daños genéticos y somáticos irreparables en los seres vivos. El ^{90}Sr por ejemplo, producto de la fusión del uranio, se comporta como el calcio cuando entra al organismo por medio de las cadenas alimenticias. De la misma manera, el yodo y el fósforo radiactivos, de uso común como trazadores en hospitales y laboratorios, pueden llegar al agua y concentrarse en tejidos de invertebrados y peces, y ser incorporados al final en la dieta al hombre.

Contaminación térmica: la mayor parte de los organismos acuáticos son de tipo *poiquilotermo*, es decir, que su temperatura interna

no es autorregulada como sucede en las aves y mamíferos, por lo que esta puede variar de acuerdo con la temperatura ambiental. Por tanto, en estos organismos la velocidad de las reacciones metabólicas dependen de la temperatura del agua en la cual se encuentran sumergidos. La elevación de la temperatura acelera sus mecanismos de respiración, nutrición, reproducción y movimiento general, en tanto que una reducción produce el efecto contrario.

Las aguas tropicales se caracterizan por conservar una temperatura más o menos constante a lo largo del año, por lo que cualquier variación en la misma podría ser fatal para muchos organismos. Un incremento de temperatura hace que se escape más oxígeno del agua y favorece, además, un mayor consumo por parte de la materia orgánica que se está descomponiendo.

La toxicidad de ciertas sustancias en el agua, como el cianuro, se duplica cuando la temperatura del agua se eleva de 8 a 18 °C. Los límites medios de letalidad también se alteran. Así, por ejemplo, la dosis letal de endrin para la carpa es de 0,14 mgL^{-1} en 48 horas entre 7 y 8 °C, y disminuye a 0,005 mgL^{-1} cuando la temperatura asciende a 27 o 28 °C (Branco, 1984).

La contaminación térmica es frecuente hoy en cercanías a plantas nucleares, termoeléctricas y refinerías, donde se requieren volúmenes considerables de agua para enfriamiento de maquinaria.

Otras formas de perturbación de los ecosistemas acuáticos se realizan por basuras, vertimientos industriales, derrame de hidrocarburos y obras de ingeniería. Las figuras 19.1 y 19.2 muestran varias fuentes de contaminación y formas de perturbación de los ecosistemas acuáticos.

Efectos de la contaminación acuática

Los contaminantes, ya sean orgánicos o inorgánicos, provocan una serie de modificaciones físicas y químicas en los ecosistemas acuáticos que repercuten en la composición y distribución de las comunidades.

Aspectos químicos y bioquímicos

La *biodegradabilidad* se refiere a la capacidad que tienen los microorganismos acuáticos de descomponer y mineralizar la materia orgánica. Para que una sustancia química pueda ser biodegradada se requiere que sus moléculas posean gran cantidad de energía potencial en sus enlaces de carbono (como es el caso de los compuestos orgánicos) y que el organismo descomponedor disponga de las enzimas necesarias para romper los enlaces químicos que almacenan dicha energía. Pero no todos los microorganismos rompen todos los enlaces, ni todas las sustancias son igualmente biodegradables.

La *biodegradación* es una ley natural, por medio de la cual la materia orgánica animal y vegetal debe finalmente ser mineralizada, para que estos compuestos simples sean utilizados en la síntesis de nueva materia viva y, por tanto, se originen nuevos organismos.

Muchas sustancias sintéticas producidas por el hombre en las últimas décadas no son biodegradables, o lo son muy lentamente, ya que en la naturaleza no existían microorganismos adaptados para romper los enlaces de estos nuevos compuestos. Infortunadamente, muchas de estas sustancias utilizadas en la industria y la agricultura llegan al agua, donde se almacenan por largos períodos y ocasionan efectos tóxicos, o algunas de ellas se acumulan en los tejidos de los organismos cuando sus niveles de concentración no son tóxicos.

La descomposición de la materia orgánica a gran escala en el agua causa notables desequilibrios en el ecosistema, originados, en primer término, por el consumo de oxígeno, que puede ser de tal magnitud, que el medio se convierte en un ambiente anaeróbico. Bajo estas condiciones se forman compuestos intermedios como NH_4^+, CH_4 y H_2S, sustancias tóxicas para la mayoría de los organismos.

Figura 19.2 Contaminación por sedimentos

Fuente: tomada de Roldán (2003).

Ya que la cantidad de materia orgánica presente en el agua debe ser degradada con una cantidad equivalente de oxígeno, los químicos se han ideado una manera de medir esta materia orgánica con base en el consumo de este elemento en un tiempo dado. Esta medida se conoce como demanda bioquímica de oxígeno (DBO), la cual consiste en medir el oxígeno de una muestra de agua y dejar otra similar incubando por cinco días, al cabo de los cuales se le toma la misma medida. La diferencia de las dos mediciones equivale al oxígeno gastado o, lo que es lo mismo, a la cantidad de materia orgánica oxidada. Por tanto, los valores de DBO se expresan en mgL^{-1}.

Con el fin de estimar la cantidad de contaminación que producen algunas industrias en comparación con los desechos domésticos de una población, se elaboran patrones de equivalencia como los que aparecen en la tabla 19.2.

Por ejemplo, la contaminación producida por el procesamiento de 1.000 L de leche, equivaldría a la producida por las aguas negras vertidas por una población entre 30 y 80 personas.

Nutrientes y eutrofización: como producto de la descomposición aeróbica de la materia orgánica se forman, en último término, dióxido de carbono, agua y sales minerales, de las cuales las más importantes como nutrientes son los nitratos y fosfatos.

Se quiere enfatizar aquí que el fenómeno de eutrofización está íntimamente ligado a estos dos iones. El enriquecimiento del medio por nitrógeno y fósforo, fenómeno llamado eutrofización, provoca un crecimiento excesivo de algas y plantas acuáticas, las cuales, por su gran actividad fotosintética durante el día y respiratoria durante la noche, provocan cambios fisicoquímicos profundos, con

Tabla 19.2 Patrones de comparación entre la contaminación producida por algunas industrias y la que produciría una población equivalente

Industria	*Patrón de comparación*	*Equivalente poblacional*
Productos lácteos sin preparar queso	1.000 L de leche	30-80
Productos lácteos preparando queso	1.000 L de leche	100-250
Matadero	1 bovino o 3 cerdos	70-200
Ingenio de azúcar	1 ton de remolacha	30-250
Ingenio de azúcar de caña con producción de alcohol	1 ton de caña	300-450
Cervecería	1.000 L de cerveza	300-2.000
Destilería	1.000 L de cereales	1.500-2.000
Almidón	1 ton de maíz o trigo	800-1.000
Tenería	1 ton de pieles	1.000-4.000
Lavado de lana	1 ton de lana	2.000-5.000
Blanqueo de tejidos	1 ton de tejidos	250-350
Tintorería	1 ton de tintas	2.000-3.500
Celulosa	1 ton de sulfito	4.000-6.000
Pulpa	1 ton de madera	50-80
Papel	1 ton de papel	100-300
Lavanderías	1 ton de ropa	370-1.000
Almidón de yuca	1 ton de yuca	200-300

fuertes oscilaciones de oxígeno y pH en los ciclos día-noche.

El uso de fertilizantes y las prácticas de deforestación y quema en los países tropicales contribuyen en gran parte a la eutrofización de los ecosistemas acuáticos. La falta de tratamiento de aguas negras e industriales es otro problema de proporciones catastróficas en todos los ríos que atraviesan la mayoría de las ciudades y poblaciones en América Latina.

Las principales consecuencias ecológicas de la eutrofización en lagos radica en la excesiva proliferación de algas y macrofitas, las cuales exceden la capacidad de herbivoría de los invertebrados y los peces. Al morir, este exceso de algas y plantas van al fondo, donde el proceso de consumo de oxígeno se complica cada vez más.

La acumulación de esta materia orgánica, sumada a los sedimentos de origen alóctono que llegan al lago o embalse, provoca colmatación progresiva hasta hacer desaparecer el ecosistema. Todo lago tiende a desaparecer con el tiempo, pero la acción del hombre puede acelerar este proceso por la eutrofización (véanse figuras 19.3 y 19.4). Los problemas de eutrofización en lagos y embalses colombianos son tratados por Roldán (1978, 2002), Asprilla *et al.*, (1998) y Roldán y Ruiz (2001).

Aspectos biológicos

Las especies que viven en un medio determinado están "adaptadas" a las condiciones ambientales propias de ese medio, y cualquier alteración de alguno de sus factores puede significar la desaparición de una o varias especies.

La presencia de una comunidad o conjunto de poblaciones en un medio dado no es producto del azar. Cada individuo desempeña un papel determinado y cada uno afecta y es afectado por otros individuos y por las condiciones ambientales.

Cuando llega una fuente de contamina-

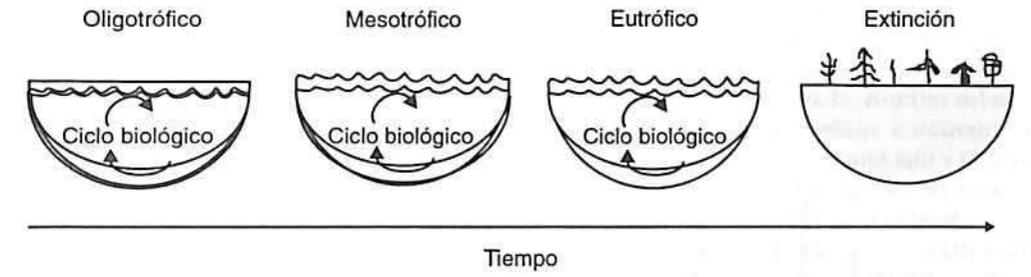


Figura 19.3 Transición natural de un lago por varios estados de productividad

Fuente: tomada de Sawyer (1966).

ción a un ecosistema acuático, bien sea doméstica, agrícola o industrial, las condiciones fisicoquímicas del agua cambian y para muchas especies la única alternativa es adaptarse o morir. La desaparición de especies en un ecosistema significa la pérdida de eslabones en la trama alimenticia, lo que ocasiona el aumento en número de algunas poblaciones, bien sea por falta de depredadores, por la disponibilidad de más alimento o por una combinación de ambas. El resultado final es una simplificación de las comunidades, con un aumento de individuos en las poblaciones que han tenido la capacidad de adaptarse o sobrevivir a las nuevas condiciones.

Figura 19.4 Eutrofización natural e inducida por el hombre

Conviene en este punto distinguir entre los conceptos *adaptación biológica* y *adaptación ecológica*. La primera se refiere al resultado de un proceso evolutivo a lo largo de miles o millones de años; toda la morfología y fisiología del organismo están hechas o acopladas para vivir en un medio de características ambientales definidas. En cambio, la adaptación ecológica se refiere más bien a la capacidad que un individuo tiene para resistir ciertos cambios naturales o provocados por el hombre. Los individuos con un amplio rango de tolerancia reciben el nombre de *organismos euri* (ejemplo: euritermos, eurihalinos); en cambio, los que poseen poca capacidad de adaptación reciben el nombre de *organismos tipo esteno.*

Los efectos biológicos de la contaminación se miden por medio del cambio que experimentan las comunidades a medida que reciben descargas de desechos de diferente orden. Hynes (1974) discute estos cambios y los representa gráficamente mostrando su sucesión a lo largo de una corriente. Así, por ejemplo, una fuente de contaminación puede provocar disminución del oxígeno disuelto y aumento de amoniaco y fósforo en el agua.

Bajo estas condiciones se desarrollan altas poblaciones de hongos, bacterias y protozoos tubifícidos. A medida que el medio comienza a recuperarse, aumenta el oxígeno, disminuyen los nitratos, el amoniaco y los fosfatos, y comienzan a aparecer poblaciones de algas verdes y una fauna diversa de macroinvertebrados (véase figura 19.5).

Roldán *et al.* (1973) encontraron cambios drásticos en la estructura de las comunidades bentónicas en el río Medellín, pues estas pasaron de 14 géneros en el tramo del río relativamente limpio, a 1 (*Tubifex sp.*) en el tramo más contaminado (véase figura 19.6). Nótese cómo la estructura de la comunidad aumenta cuando el río comienza a recuperarse. Matthias y Moreno (1983) corroboraron esta situación.

No es solo un cambio en la estructura de las comunidades lo que indica una perturbación en el ecosistema, sino también el tipo de organismos encontrados. Así, por ejemplo, un predominio de efemerópteros, tricópteros, plecópteros, megalópteros, dípteros (Simuliidae) y la mayoría de los coleópteros, hemípteros y odonatos, indica calidad ecológica del ecosistema. En cambio, un predominio de oligoquetos, hirudíneos, dípteros (ciertos Chironomidae) y moluscos, indica un fuerte deterioro en el mismo.

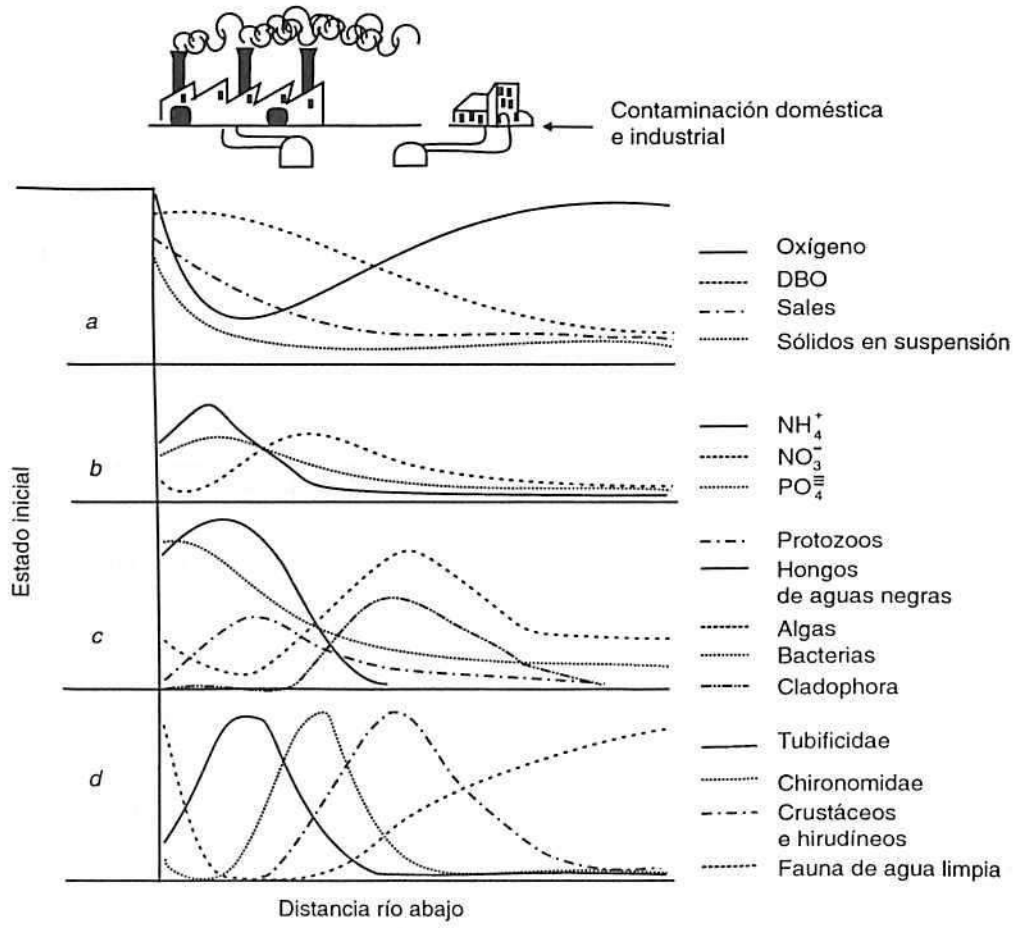


Figura 19.5 Efectos de la contaminación sobre los parámetros fisicoquímicos y las comunidades acuáticas

Fuente: tomada de Hynes (1974).

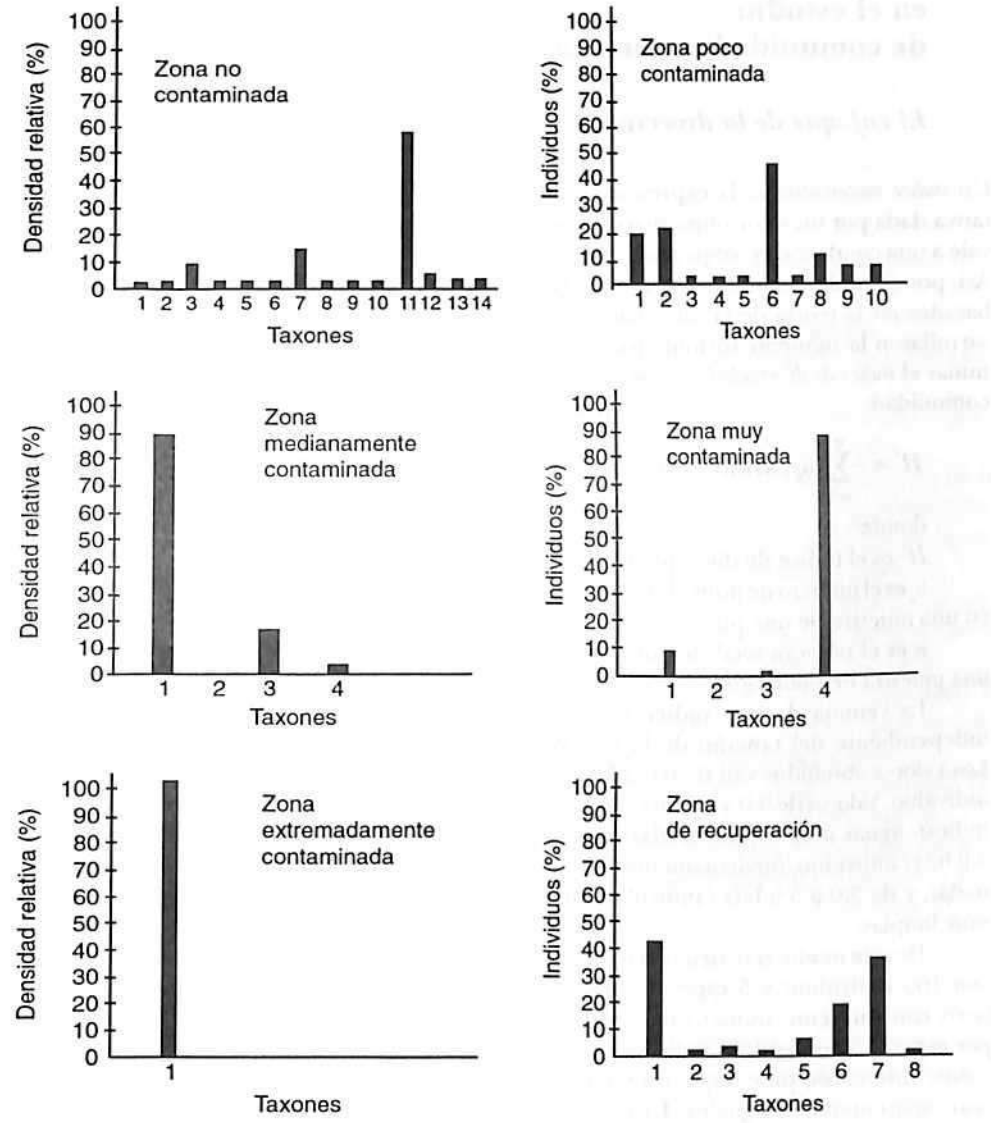


Figura 19.6 Modificación de las comunidades bentónicas en el río Medellín debido a la contaminación

Fuente: tomada de Roldán *et al.* (1973).

Es importante anotar que no es la presencia de solo un tipo de individuo, sino también la proporción en que este se encuentre representado en la comunidad, lo que tiene valor en la evaluación de la calidad del agua.

Uso de algunos índices en el estudio de comunidades acuáticas

El enfoque de la diversidad

Un *índice matemático* es la expresión cuantitativa dada por un valor numérico que equivale a una condición ecológica determinada. Así, por ejemplo, Shannon y Weaver (1949), basados en la teoría de la información, desarrollaron la siguiente fórmula para determinar el *índice de diversidad de especies* de una comunidad:

$$H' = -\sum_{i=1}^{n} (n_i / n) \ln(n_i / n),$$

donde:

H' es el índice de diversidad.

n_i es el número de individuos por taxon en una muestra de una población.

n es el número total de individuos en una muestra de población.

La ventaja de este índice es que es independiente del tamaño de la muestra. Los valores obtenidos van de 0,0 a 5,0 bits / individuo. Valores de 0,0 a 1,5 bits / individuo indican aguas muy contaminadas; de 1,5 a 3,0 bits / individuo, medianamente contaminadas, y de 3,0 a 5,0 bits / individuo, aguas muy limpias.

De este modo, si se tienen 3 ensambles con 100 individuos y 5 especies cada una, pero con diferente número de individuos por especie, se obtendrán índices completamente diferentes, pese a que los ensambles sean aparentemente iguales. La tabla 19.3 presenta estos resultados.

Existen otros índices como el de *dominancia de Simpson* (1949), que varía entre 0 y 1, y el de *diversidad de Margalef* (1951) que varía entre 0 y 30 (Washington, 1984); pero al igual que los anteriores, tienen, para nuestro medio, el limitante del uso de los organismos a nivel de especie. Claro que si se pueden diferenciar las especies (por ejemplo sp. 1, sp. 2, sp. 3...) es posible usar estas fórmulas para obtener resultados de manera aproximada.

Índice de dominancia de Simpson (1949) para una comunidad finita:

$$I = \frac{\sum n_i (n_i - 1)}{n(n_i - 1)},$$

donde:

n_i es el número de individuos por especie.

n es el número de individuos.

Cuando I es igual a 1, existe un individuo dominante en la comunidad; cuando es 0 indica diversidad alta.

Índice de riqueza (semejante al de diversidad) de Margalef (1951):

$$I = \frac{S - 1}{\ln n},$$

donde:

S es el número de especies.

n es el número de individuos.

Cuando I es igual a 0, la diversidad es baja y la dominancia es alta.

El índice de dominancia para una comunidad infinita está determinado por la fórmula siguiente:

$$C = \Sigma (P_i)^2,$$
$$P_i = (n_i/n)^2,$$

donde:

n_i corresponde al número de individuos por especie.

n es el número de individuos.

El enfoque biótico

Incluye los aspectos esenciales de la saprobiedad, combinando una medida cuantitativa de diversidad de especies con la información cualitativa sobre la sensibilidad ecológica de taxones de individuos en una expresión numérica simple.

Índice biótico de Beck (1955):

$$I = 2S_i - 2S_1,$$

donde:

Tabla 19.3 Representación de los índices de diversidad en tres comunidades con el mismo número de especies e individuos por especie, pero con una composición estructural diferente

Comunidad	n_1	n_2	n_3	n_4	n_5	*Número total de individuos (N)*	*Riqueza de taxa (S)*	*Diversidad de Shannon & Weaver (H')*
A	20	20	20	20	20	100	5	2,32
B	40	30	15	10	5	100	5	1,39
C	96	1	1	1	1	100	5	0,22

S_i es el número de especies intolerantes.

S_1 es el número de especies tolerantes a la contaminación (rara vez se excede de 10)

Pantle y Buck (1955) proponen un *índice basado en el grado de saprobiedad de Liebmann* (1951):

$$I = \frac{\Sigma sh}{\Sigma h},$$

donde:

s es el grado de saprobiedad (oligo: 1, poli: 4).

h es la abundancia (rara: 1, frecuente: 3, abundante: 5).

Kothé (1962) propone un índice basado en el número de especies aguas arriba y aguas abajo después de la descarga. También se conoce como déficit de especies o pérdida de especies:

$$I = \frac{Su - Sd}{Su},$$

donde:

Su corresponde al número de especies aguas arriba.

Sd es el número de especies abajo de la descarga.

Los valores van de 0 a 1; mientras más cercano esté de 1, mayor es la pérdida de especies y el impacto producido.

Beck (1955) propuso el *índice biótico*, que es una relación matemática definida en función del número de especies de macroinvertebrados, clasificados según el grado de tolerancia a la contaminación de origen orgánico. La fórmula se expresa como sigue:

$I = 2$ (n clase *I*) + (n clase *II*)

donde:

n es el número de especies.

clase *I* son los organismos poco tolerantes a la contaminación.

clase *II* son los organismos que soportan una contaminación moderada.

Esta fórmula da valores que van de 0 a 40. El valor menor que se puede aceptar como indicador de agua limpia es 10; aguas muy contaminadas tendrán valores de 0 y moderadamente contaminadas de 1 a 6. Los valores para aguas limpias de hábitats más o menos homogéneos varían entre 4 y 9.

Cualquier índice tiene su utilidad y valor de acuerdo con el criterio con que se use y el conocimiento de la fauna local.

Otros índices utilizados a menudo en ecología son el de *uniformidad o equidad* (J'). El índice de uniformidad está determinado por el índice de diversidad (H'), dividido por el logaritmo ($\log_2$) del número total de especies *(S)*:

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}.$$

Es una medida de diversidad estandarizada cuyos valores van entre 0 y 1, donde 0 significa dominancia alta y diversidad baja, y 1 indica diversidad máxima.

El uso de índices como expresiones matemáticas es simple, pero su valor como indicador ecológico depende del grado de conocimiento que se tenga de las especies que hacen parte de las comunidades acuáticas.

El enfoque saprobio

Kolkwitz y Marsson (1908, 1909) designaron

en Alemania el término "saprobio" (del griego: descompuesto, rancio) para referirse a la capacidad que tenían ciertos organismos de vivir en determinados niveles de contaminación. Determinaron tres zonas de autopurificación o saprobiedad:

- *Polisaprobia:* predominantemente de procesos reductivos.
- *Mesosaprobia:* parcialmente reductiva, donde predominan los oxidativos.
- *Oligosaprobia:* solo con procesos oxidativos.

Posteriormente, estos mismos autores dividieron la zona mesosapróbica en *alfamesosapróbica* para referirse a muy alta contaminación y *betamesosapróbica* para mediana contaminación. Luego añadieron un quinto nivel que llamaron *cataróbico,* para referirse a aguas muy limpias. Haciendo uso de cerca de 800 plantas y animales saprobiontes, desarrollaron el sistema sapróbico de clasificación, así:

- *Altamente contaminado:* zona polisaprobia.
- *Muy contaminado:* zona alfamesosaprobia.
- *Moderadamente contaminado:* zona betamesosaprobia.
- *Poco contaminado:* zona oligosaprobia.
- *Sin contaminación:* zona catarobia.

Kolkowitz (1935, 1950) hizo una revisión del sistema saprobio definiendo varios niveles sapróbicos, así: reducción química, oxidación incipiente, oxidación predominante y oxidación total. Finalmente, introdujo otros niveles intermedios:

- Polisapróbico/alfamesosapróbico.
- Alfamesosapróbico/betamesosapróbico.
- Beta mesosapróbico/oligosapróbico.

Liebmann (1962) empleó este sistema y añadió cerca de 260 especies más. Seleccionó también especies indicadoras de ácido sulfhídrico (H_2S) e introdujo, además, los análisis de oxígeno disuelto, porcentaje de saturación y demanda bioquímica (DBO_5).

Al igual que otros sistemas de bioindicación, el sistema sapróbico se desarrolló para arrojar un índice numérico, conocido como *índice sapróbico.* En la actualidad, en Alemania, se utiliza ampliamente el sistema sapróbico como metodología para evaluar la calidad del agua de todo el país. Cada cinco años se actualizan los mapas de calidad del agua de cada región.

En el sistema saprobio se utilizan todos los organismos acuáticos, desde los hongos y las algas hasta los vertebrados, como indicadores de la calidad del agua. También se tienen en cuenta algunos aspectos fisicoquímicos como la DBO_5, el amonio NH_4^+ y el oxígeno disuelto. Igualmente, se incluye el *índice sapróbico,* el cual es un valor que va de 1 a 4 y se obtiene mediante la ecuación señalada a continuación:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^{n} s_i \times A_i \times G_i}{\sum_{i=1}^{n} A_i \times G_i},$$

donde:

S es el índice sapróbico.

i, el número de orden de taxones.

s corresponde al valor de saprobiedad de los taxones.

A es la abundancia de los taxones.

G, el peso indicativo de los taxones.

n es el número de taxones.

La ventaja de este sistema es que incluye gran variedad de taxones y es aplicable a todo tipo de ríos. La desventaja es que los bioindicadores deben emplearse a nivel de especie y en el neotrópico esta información aún no está disponible.

Sládecěk (1973) presenta una amplia discusión sobre el sistema saprobio, con base en el hecho de que si bien no es perfecto, por no llegar a una cuantificación adecuada del problema, es el único que hasta ahora se aproxima a la clasificación de los ecosistemas acuáticos de acuerdo con su nivel trófico. Muchas ciencias, según dicho autor, aún distan de disponer de metodologías óptimas de trabajo, pero la lucha por perfeccionarlas cada día hace que sobre ellas se construyan teorías y leyes que permiten avanzar cada vez más en el conocimiento.

El sistema es complejo, pero el principio es simple: si un organismo vive en un medio determinado y tolera sus rangos de variación, este se convierte en un indicador de las características de dicho medio.

Varias definiciones se han dado sobre el sistema saprobio, todas encaminadas a destacar el hecho de que el factor primario de la saprobidad está relacionado con la cantidad y la intensidad de la descomposición de la materia orgánica. En otras palabras, saprobidad es igual a tasa de descomposición.

Sládecěk (1973) resume este concepto de esta forma:

> [...] dentro de la bioactividad de un cuerpo de agua, la saprobidad es la suma total de todos los procesos metabólicos que son la antítesis de la producción primaria; es por tanto, la suma de todos los procesos que acompañan la pérdida de energía potencial. En combinación con el componente biogénico y el oxígeno, se determina el nivel de saprobidad de un cuerpo de agua, el cual se puede obtener a través de la medición del metabolismo y análisis de las comunidades presentes.

Patrick (1949, 1950) propuso organizar plantas y animales en siete grupos y las zonas de río clasificarlas como: *limpia, semilimpia, contaminada* y *muy contaminada;* la tabla 19.4 muestra la forma en que opera dicho sistema. Obviamente la validez del mismo depende del grado de conocimiento que el investigador tenga de la fauna y flora presentes en una comunidad determinada.

En resumen, el estado de saprobidad de un cuerpo de agua se puede definir con base en las características fisicoquímicas del mismo y el tipo de flora y fauna presentes en él. Pero lo más importante es conocer a profundidad la taxonomía de las especies y su rango de tolerancia, ya que de ello depende, en último término, la confiabilidad.

Sistemas de tratamiento y depuración de aguas

En la naturaleza, los desechos producidos por plantas y animales son descompuestos por los microorganismos, son mineralizados y utilizados de nuevo por las plantas para construir nueva materia viva.

El hombre primitivo produjo, y aún hoy las pequeñas comunidades rurales, una cantidad de desechos orgánicos tan pequeña, que la naturaleza era capaz de mineralizarla sin que ello significara sobrecarga para el sistema. Con el desarrollo desmesurado de los centros urbanos y de la industria, los ríos y corrientes perdieron su capacidad de autopurificación.

El problema de la contaminación en los ecosistemas acuáticos ha obligado al hombre a desarrollar sistemas de tratamiento de sus aguas industriales y domésticas, con el fin de recuperar la vida en dichos ecosistemas.

Tratamiento biológico

Se aplica sólo a desechos que son biodegradables. Básicamente, se trata de un proceso de descomposición acelerada de la materia orgánica por acción de hongos y bacterias acuáticas. Para dicho tratamiento se utilizan desde simples lagunas o zanjas de oxidación, hasta sistemas complejos de plantas mecanizadas, que aseguran una depuración de mayores volúmenes de agua en menor tiempo. Entre estas últimas se encuentran las plantas de lodos activados.

Una planta de lodos activados (véase figura 19.7) consta de un tanque de igualación o almacenamiento de aguas negras y dispone, además, de un volumen adicional para aguas lluvias. El agua pasa luego por una cámara de cribado, donde quedan retenidos sólidos mayores como papeles, plásticos y similares. Por bombeo, el agua pasa después a tanques desarenadores, donde se retienen partículas de hasta 0,2 mm. Hasta aquí el proceso es mecánico y recibe el nombre de *tratamiento primario* (véase figura 19.8).

El *tratamiento secundario* es de carácter biológico y para él se utiliza el proceso de los lodos activados. Allí, una masa de microorganismos (hongos y bacterias), aclimatada previamente, ataca la materia orgánica y la

Tabla 19.4 Método de clasificación de la calidad del agua

a. Clasificación de los organismos en grupos

Grupo	*Organismos*
1	Algas verdeazules, algunas algas verdes, algunos rotíferos
2	Oligoquetos, hirudíneos, caracoles pulmonados
3	Protozoos
4	Diatomeas, algas rojas, la mayoría de algas verdes
5	La mayoría de rotíferos, almejas, caracoles prosobranquios, tricládidos
6	Todos los insectos y crustáceos
7	Todos los peces

b. Método para determinar las condiciones de la corriente

Calidad del agua	*Resultados*
Limpia	Grupos 4, 6 y 7 conteniendo cada uno más del 50% del número de especies encontrado en 9 estaciones típicamente limpias.
Semilimpia	*a.* Grupos 6 y 7 (uno o ambos) menos del 50% y grupos 1 y 2 menos del 100%; o *b.* grupos 6 o 7 menos del 50% y grupos 1, 2 y 4 100%, o grupo 4 conteniendo excepcionalmente un gran número de individuos.
Contaminado	*a.* Grupos 6 y 7 (uno o ambos) ausentes; grupos 1 y 2, 50% o más; o *b.* grupos 6 y 7 presentes, pero en menos del 50% y grupos 1 y 2 100%; grupo 3 más del 50%.
Muy contaminado	Grupos 6 y 7 ausentes y grupo 4 menos del 50%.

Fuente: tomado de Patrick (1949, 1950).

consume. Como este proceso es aeróbico, se requiere un suministro extra de oxígeno proporcionado por aireadores mecánicos. Bajo estas condiciones, los organismos se reproducen de tal forma, que se pueden pasar a un tanque de clarificación donde se sedimentan. En este proceso se puede remover hasta un 80 o 90% de la materia orgánica.

Ya que en los tanques de lodos activados hay que mantener una buena cantidad de microorganismos para que realicen el consumo de la materia orgánica, parte de los lodos sedimentados en los clarificadores secundarios retornan al sistema por medio de bombeo.

El agua proveniente de los clarificadores se desinfecta con cloro si fuere necesario, y se vierte al final a los afluentes más cercanos.

Los lodos extraídos de los clarificadores secundarios y que no retornan al sistema como semilla de microorganismo, se someten a un proceso de secado que dura de días a semanas, dependiendo del clima. Estos lodos secos se pueden utilizar luego como acondicionadores de terreno y abono para cultivos.

En el tratamiento biológico, la biomasa puede permanecer dispersa en el medio líquido, igual que ocurre en las lagunas de estabilización; también puede quedar fijada a un soporte físico como cascajo en los llamados *lechos de contacto* o *filtros biológicos*, o formar flóculos en suspensión, como sucede en el sistema de lodos activados.

Otros tipos de tratamiento

Los procesos de tratamiento de lodos activados y filtros biológicos son muy eficientes, pero su instalación y funcionamiento son, por lo regular, muy costosos. Por ello, se han ideado otros métodos, que si bien no son tan rápidos y eficientes, significan una solución viable para los países latinoamericanos, donde todavía se dispone de amplios terrenos, y lo mejor, de suficiente cantidad de energía solar durante todo el año.

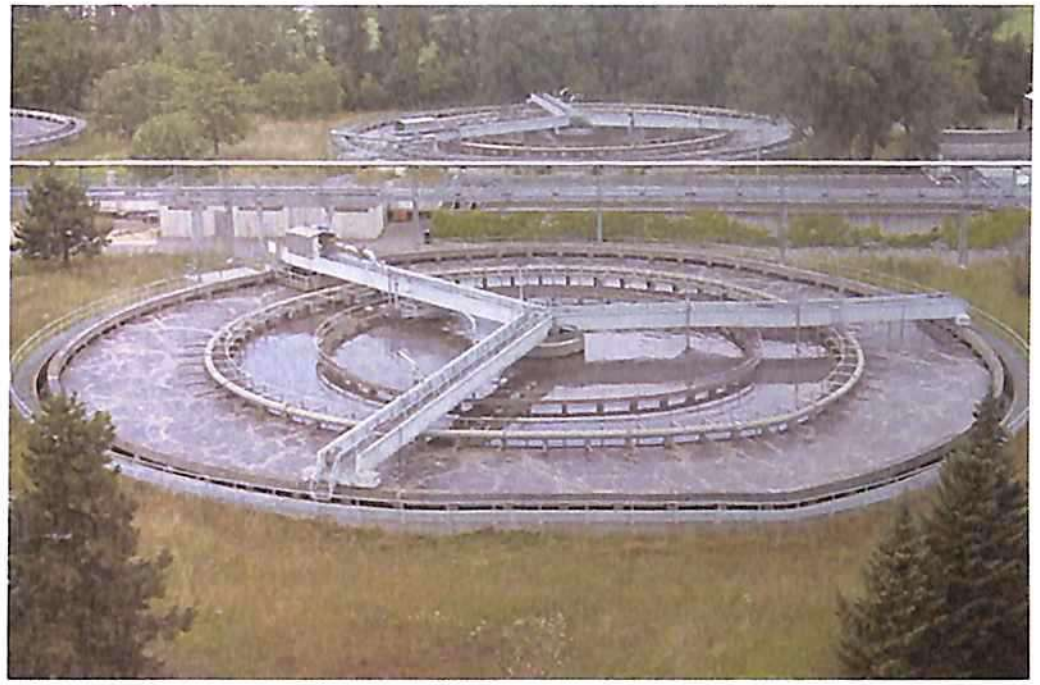


Figura 19.7 Planta de aguas residuales por el método de lodos activados, en Constanza (Alemania)

Lagunas de estabilización o de oxidación: consisten en que el oxígeno requerido para la oxidación de la materia orgánica es suministrado por la actividad fotosintética de las algas, por lo que también se les denomina *lagunas de fotosíntesis* (Branco, 1984). Este sistema fue ideado desde principios del siglo, pero solo comenzó a tener auge a partir de la década del cincuenta.

Una laguna de oxidación o de fotosíntesis requiere grandes áreas, ya que el período de retención del agua es largo (más o menos dos semanas) para que haya tiempo suficiente para la acción descomponedora de los microorganismos. Como la base del proceso es la fotosíntesis, la profundidad de la laguna debe ser menor que 1,5 m, para que los rayos del Sol penetren en toda la columna de agua.

Las aguas que van a ser tratadas deben sufrir un proceso previo de decantación, para facilitar la actividad de descomposición microbiana en las lagunas propiamente dichas. Allí, la materia orgánica es transformada en dióxido de carbono, sales minerales y agua. El dióxido de carbono y las sales proporcionan la base para el desarrollo masivo de algas, las cuales producen el oxígeno necesario para oxidar la materia orgánica. La base del proceso es mantener el sistema trabajando activamente en un ciclo fotosíntesis-respiración.

El efluente final de las lagunas tienen un color verdoso por la gran cantidad de algas. Este podría ser utilizado para regadío

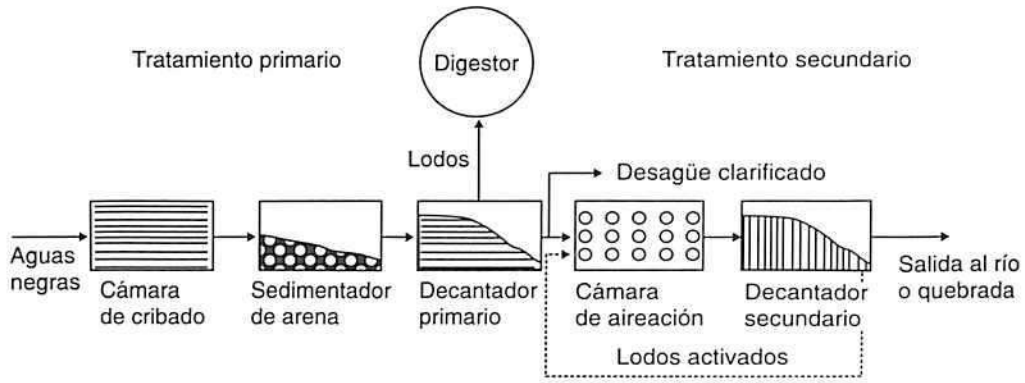


Figura 19.8 Tratamiento de aguas residuales por lodos activados

Fuente: tomada de Branco (1984).

en agricultura o vertido a lagunas artificiales, aprovechando depresiones del terreno. Allí, el proceso de remoción de nutrientes podría continuarse con vegetación acuática y crearse ambientes propicios para cultivo de peces y refugio de aves acuáticas.

Las plantas acuáticas en el control de la contaminación: a causa de la capacidad que poseen las plantas acuáticas para asimilar y retener contaminantes, se han comenzado a utilizar para detectar la calidad de efluentes industriales y para removerlos de lagunas donde han sido previamente vertidos. Joseph (1976) analiza la utilización de estanques o lagunas donde se vierten aguas industriales y se siembran luego jacintos o buchón de agua *(Eichhornia crassipes).* Estas plantas tienen la capacidad de extraer sus contaminantes, transformarlos metabólicamente y almacenarlos a lo largo de su extenso raigambre.

Los industriales también tienen la posibilidad de recobrar gran cantidad de materias primas como plata, mercurio, níquel, cadmio y otros, por medio del procesamiento adecuado de las plantas acuáticas que los han absorbido.

Si las plantas no poseen sustancias tóxicas pueden utilizarse para gran variedad de usos, como acondicionadoras de terrenos de cultivo, alimento para animales y aun para alimento humano. También se pueden fermentar y producir biogas, con rendimientos hasta de 0,34 m^3 por kilo de plantas desecadas. La figura 19.9, de manera esquemática, muestra el complejo que podría establecerse alrededor de fábricas y poblados, donde las aguas podrían ser depuradas con plantas acuáticas y sus subproductos ser utilizados como abonos, biogas, recuperación de materias primas y aun alimento para animales. Son muchas las industrias y poblaciones alrededor del mundo que utilizan esta tecnología como medio para depurar aguas de desecho, por lo que se constituye en un mecanismo barato, de fácil manejo y rentable.

Algunos valores de remoción de metales pesados obtenidos por científicos de la Nasa (Joseph, 1976) por hectárea de jacintos en 24 horas son los siguientes: plomo, 212 g; mercurio, 200 g; cadmio, 300 g; cobalto, 340,8 g; níquel, 300 g; plata, 263,4 g y estroncio, 326,8 g. También los científicos pusieron a prueba la remoción de fenoles, y obtuvieron un rendimiento de 160 kg por ha de *jacintos* en 42 h. Igualmente, se hicieron pruebas para extraer el insecticida conocido como *mevinfos* y lograron un rendimiento entre 87 y 93 mg en 2 semanas y sin daño aparente de la planta.

La ventaja de estas experiencias para el trópico es que el jacinto de agua *(Eichhornia*

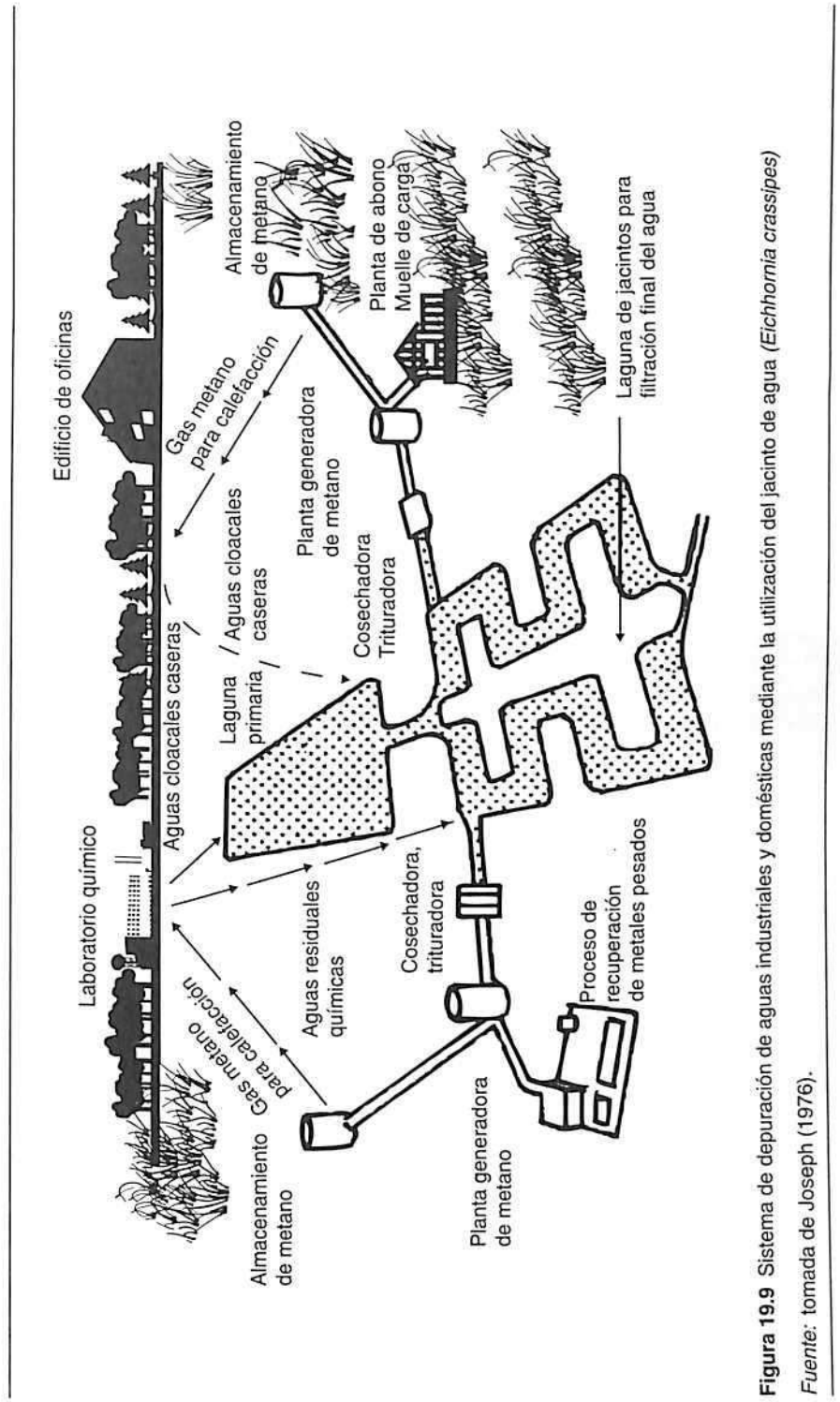


Figura 19.9 Sistema de depuración de aguas industriales y domésticas mediante la utilización del jacinto de agua *(Eichhornia crassipes)*

Fuente: tomada de Joseph (1976).

crassipes) es una planta que se desarrolla muy bien con un amplio rango de latitud y altura sobre el nivel del mar. *Pistia stratiotes* (lechuga de agua) es otra especie en experimentación y que parece ser prometedora en la purificación de aguas industriales. Flórez (1990) trabajando con *Eichhornia* en canales receptores de contaminación de una fábrica de recipientes de aluminio, encontró una remoción de más del 90% de metales pesados (Roldán, 2002, presenta una síntesis de este proceso que está en funcionamiento desde 1990). La figura 19.10 muestra los canales cubiertos por *Eichhornia crassipes* utilizada para dicho tratamiento; la tabla 19.5 muestra algunos datos de eficiencia en la remoción de contaminantes en el sistema mencionado.

Las plantas acuáticas tienen, pues, su lado positivo. Bates y Hentges (1976) en su artículo: *Aquatic Weeds-Eradicate or Cultivate*, analizan de forma amplia los beneficios de las plantas acuáticas cuando son manejadas bajo control.

Estos mismos principios pueden utilizarse para depurar aguas negras de pequeñas poblaciones, en cuyo caso el beneficio mayor sería la remoción del nitrógeno y del fósforo, pudiéndose utilizar posteriormente las plantas cosechadas como abono. La ventaja de este proceso sería, además, la remoción de bacterias patógenas con una eficiencia hasta del 80% o más en 24 horas (Esteves, 1988).

Recientemente se está implementando el uso de *Eichhornia* y *Pistia* como medio para remover metales pesados y nutrientes del agua. Su utilización es muy prometedora para tratar efluentes industriales o de pequeñas poblaciones, o también, para complementar

Figura 19.10 Tratamiento de aguas residuales en la fábrica de Imusa, Rionegro (Colombia)

Tabla 19.5 Eficiencia en la remoción de contaminantes con *Eichhornia crassipes* en la planta Imusa, Rionegro (Colombia), entre 1990 y 2001

Parámetros	*Afluente*	*Efluente*	*Eficiencia (%)*
Caudal (L/s)	3,7	2,3	-
Temperatura (°C)	22,5	21,0	-
Turbiedad (UT)	60,0	2,8	95,3
Sólidos totales	911,0	310,0	66,6
Sólidos suspendidos	89,0	1,0	98,7
Sólidos suspendidos volátiles	27,0	1,0	96,2
pH	8,25	4,15	50,3
Hierro total	2,6	1,25	52,0
Cloruros	275,0	55,0	80,0
Fósforo total	0,34	0,20	41,0
N-amoniacal	0,77	1,68	55,8
DBO_5	13,6	10,3	24,42
DQO	75,5	39,6	47,5
Detergentes	3,28	0,74	77,4
Aluminio	54,2	10,7	80,2
Cromo	0,24	0,002	91,6
Cobre	0,188	0,006	96,8
Níquel	0,215	0,021	90,2
Plomo	0,378	0,241	36,2

Fuente: tomada de Roldán (2002).

el tratamiento biológico o secundario, cuyos efluentes aún salen cargados con altas concentraciones de fosfatos y nitratos que irían a eutrofizar de nuevo lagos, ríos y embalses. Roldán y Álvarez (2002) discuten el uso del jacinto de agua para la depuración de aguas residuales y proponen opciones para el reuso de la biomasa producida.

Otros métodos de tratamiento de aguas negras o industriales biodegradables es vaciarlas directamente sobre un terreno. Para ello se construyen desagües que permiten la infiltración del agua en el terreno arenoso. Los nutrientes provenientes de la descomposición de la materia orgánica favorecen el desarrollo de extensos pastizales que pueden ser utilizados para engorde de ganado. Esta práctica ha sido utilizada por años con los desagües de la ciudad de Melbourne (Australia) donde se tratan los desechos de una población de 1.700.000 habitantes (Branco, 1984). Existen igualmente reportes de este tipo de tratamiento en Estados Unidos y Brasil, donde lo usan como solución económica y rentable desde el punto de vista de pastoreo. Esta solución requiere grandes extensiones de terreno permeable y debe prevenirse la contaminación de fuentes de agua superficiales y subterráneas; es ideal para zonas áridas o semiáridas en el trópico.

20

Microbiología acuática

En este texto y en particular en los capítulos relacionados con los ciclos de los elementos (principalmente nitrógeno, fósforo, hierro y azufre), se ha discutido el papel que los microorganismos, en especial ciertas bacterias, desempeñan en la transformación y descomposición de la materia orgánica y mineral en el medio ambiente. Sin embargo, se ha considerado importante dedicar este capítulo al tema de la microbiología acuática, con el fin de discutir un poco más acerca de la ecología de dichos microorganismos, los métodos de muestreo en el agua y la interpretación de los resultados.

Requerimientos fisicoquímicos para el desarrollo de los microorganismos

El desarrollo de los microorganismos en el agua está íntimamente ligado a las condiciones ambientales en las cuales viven, destacándose en particular, la temperatura, el pH y el oxígeno.

La temperatura

Es uno de los factores ambientales más importantes que influyen en la proliferación y supervivencia de los microorganismos. A medida que la temperatura aumenta, se incrementan también sus reacciones enzimáticas y las tasas de reproducción. Sin embargo, lo anterior tiene un límite, donde las proteínas y los ácidos nucleicos se pueden inactivar de manera irreversible.

De la misma manera, bajas temperaturas limitan el crecimiento hasta su detención. Así pues, para cada organismo existe una temperatura máxima, por encima del cual no es posible el crecimiento; una mínima, por debajo de la cual no tiene lugar la proliferación, y una óptima, en que se produce el crecimiento más rápido. Dentro de estos límites se encontrarán organismos estenotérmicos y euritérmicos, dependiendo de la especie.

También existen las denominaciones de *psicrófilos* para designar aquellos organismos que tienen su punto óptimo de desarrollo a bajas temperaturas; *mesófilos*, los que lo tienen a temperaturas medias (más o menos entre 20 y 40 °C); y *termófilos*, cuyo punto óptimo está por encima de los 40 °C.

En las aguas termales del parque Yellowstone se han detectado crecimientos masivos de algas fotosintéticas (principalmente cianobacterias y bacterias verdes). Un aspecto aún no estudiado en el trópico americano es la presencia de bacterias en los numerosos termales azufrados existentes a lo largo de la cordillera de los Andes. Posiblemente las bacterias sulfurosas como *Thiopedia* harán parte de la flora microbiana allí presente.

Se ha observado que, en general, los organismos procarióticos son capaces de crecer a temperaturas más altas que los eucarióticos; igualmente, pueden crecer mejor a altas temperaturas los organismos no fotosintetizadores. Estudios ecológicos de microorganismos que viven en aguas termales han demostrado velocidades de reproducción extraordinariamente rápidas, con tiempos de duplicación de entre 2 y 7 h. Bacterias termófilas son, por ejemplo, *Bacillus*, *Clostridium*, *Thermoactinomyces* y *Methanobacterium*.

Bacterias termófilas que se encuentran en manantiales de aguas con temperaturas superiores a 55 °C también se han detectado en calentadores domésticos e industriales. Se cree que ellas pueden resistir estas altas temperaturas a causa de la naturaleza de su membrana celular, conformada por ácidos grasos saturados que forman enlaces hidrofóbicos mucho más fuertes que los ácidos grasos insaturados.

El pH

Cada organismo tiene un límite de pH dentro del cual su crecimiento se hace posible. La mayoría de los ecosistemas acuáticos naturales tienen un pH que oscila entre 5 y 9. Muy pocas especies pueden crecer a pH inferiores a 2 o superiores a 10.

Existen cierto número de bacterias acidófilas obligadas, incluyendo diversas especies del género *Thiobacillus* y dos bacterias que también son termófilas de los géneros *Sulfolobus* y *Thermoplasma*. En las minas de cobre de Utah se extrae este mineral utilizando la bacteria *Thiobacillus ferrooxidans*. El agua ácida es bombeada a lo alto de la pila donde se recupera el cobre.

Se ha encontrado también que ciertos arroyos drenados de minas de carbón, poseen altos valores de hierro ferroso. A valores de pH bajos, el hierro ferroso no se oxida espontáneamente en el aire, pero *Thiobacillus ferrooxidans* lleva a cabo la oxidación. El hidróxido férrico insoluble se precipita formando una costra amarilla llamada "niño amarillento" por los mineros. En pantanos naturales, la oxidación del hierro ferroso también se lleva a cabo mediante la participación de bacterias oxidantes de los géneros *Gallionella* y *Leptothrix*.

Merece consideración especial el hecho de que, aunque se encuentren microorganismos en hábitats dentro de límites muy amplios de pH, su pH interior se conserve alrededor del punto neutro. Así, en un ambiente ácido, un microorganismo puede mantener su pH cercano a la neutralidad, bien sea evitando la entrada de H^+ o expeliéndolos activamente tan pronto como entran. La pared celular debe también poseer algún tipo de adaptación para proteger el citoplasma de los cambios de pH del medio.

El oxígeno

Si bien es un gas esencial en la respiración de la mayoría de los seres vivos, para ciertos organismos anaeróbicos puede ser letal. Los ambientes de alto potencial de reducción o anaeróbicos, como cienos y sedimentos de lagos y ríos, se deben a la acción de ciertas bacterias que consumen el oxígeno durante la respiración. Si no hay una fuente que lo sustituya, estos ambientes permanecen anaeróbicos. Las bacterias anaeróbicas mejor conocidas son las del género *Clostridium* y se encuentran no solamente en suelos y sedimentos, sino también en tubos intestinales y en alimentos enlatados. Otras bacterias anaeróbicas obligadas son *Methanobacterium*, *Bacteroides*, *Fusobacterium* y *Ruminococcus*. Recientemente se ha encontrado que algunas bacterias metanógenas consideradas muy sensibles a la presencia de oxígeno, realmente no mueren en presencia de este, sino que se inhibe su crecimiento. Cuando mediante un agente reductor se extrae el oxígeno del ambiente, las bacterias reanudan su crecimiento.

Los lagos y embalses profundos presentan por lo regular fondos anaeróbicos donde proliferan bacterias sulfurosas y férricas. Este es un campo aún muy poco conocido en el neotrópico y que trae grandes repercusiones

económicas y técnicas en centrales hidroeléctricas, donde la captación del agua se hace a nivel de la columna de agua anaeróbica. Esta agua por lo regular está saturada de hierro ferroso y ácido sulfhídrico, los cuales, por acción bacteriana, causan graves problemas de corrosión a nivel de generadores y túneles de conducción. Las reacciones anaeróbicas que aquí ocurren desempeñan un papel muy importante en el ciclo del azufre y del hierro.

Medio ambiente microbiano

Investigaciones realizadas en gran variedad de aguas demuestran que las bacterias no están distribuidas uniformemente, pero sí que poseen una extraordinaria variedad, tanto como las del suelo. Aparte de las bacterias acuáticas genuinas, cuyo propio hábitat está en el agua y solo allí se pueden desarrollar óptimamente, se pueden encontrar bacterias en otros hábitats, por ejemplo en el suelo, por donde las aguas fluyen. Además, una constante lluvia de ellas cae del aire a la superficie del agua. Otras fuentes de bacterias para el agua son los vegetales, los animales y el hombre. Algunas de ellas poseen una gran ubicuidad y pueden proliferar en los hábitats más diversos incluyendo el agua. Otras bacterias pueden permanecer vivas en el agua solo por tiempo limitado, como sucede con las procedentes del intestino del hombre y animales.

De acuerdo con la clase de hábitat acuático, la composición de la flora bacteriana difiere ampliamente, dependiendo no solo del contenido de material orgánico e inorgánico en ella, de su pH, de la turbidez y de la temperatura, sino también de las fuentes que pueden introducir microorganismos. La mayoría de las bacterias acuáticas son heterotróficas, es decir, viven de sustancias orgánicas procedentes de material muerto, de origen animal o vegetal (saprofitas). El número de bacterias parásitas es relativamente pequeño. También se encuentran en el agua bacterias foto y quimioautotróficas, las cuales solamente necesitan nutrientes inorgánicos. Estas bacterias son capaces de llevar a cabo la fotosíntesis o reducir el dióxido de carbono y sintetizar material orgánico por medio de energía química. Al primer grupo pertenecen las clorobacterias y bacterias púrpuras, y al segundo, las bacterias del hierro y las nitrificantes. Las bacterias presentes en un cuerpo de agua poseen a menudo una considerable diferencia en tamaño. La mayoría de ellas son móviles, por medio de flagelos o por medio de arrastre en superficies sólidas; las bacterias pueden vivir libres en el agua o crecer sobre algún sustrato sólido.

Desde el punto de vista sistemático, las bacterias acuáticas no son un grupo homogéneo. Sus representantes pertenecen a casi todos los órdenes de las clases de bacterias. Existe una gran relación entre la flora bacteriana de las aguas continentales y la del suelo. Esta relación es más estrecha si se considera que las aguas que fluyen están constantemente expuestas a la infección desde él. No es posible establecer una marcada diferencia entre las bacterias de ambos medios.

La flora bacteriana de aguas superficiales, en general, es más diversa que la de aguas subterráneas. Su composición depende, de todas maneras, del suplemento de nutrientes en el agua. En corrientes pobres en nutrientes predominan los bacilos gram negativos no esporulados: *Pseudomonas, Alcaligenes, Azotobacter,* etc. Es común encontrar también bacterias como las de los géneros *Caulobacter* y *Gallionella.*

Con el incremento de la eutrofización del agua, los representantes de las familias Pseudomonadaceas, Bacillaceas y Enterobacteriaceas ganan importancia. Los bacilos no esporulados predominan al menos en los lagos de zonas climáticas templadas y boreales. Su proporción relativa es mayor en lagos eutróficos. Los formadores de esporas raramente representan más del 20%. En lagos mesotróficos, el número de bacilos esporulados es mayor; constituyen del 20 al 25% de todas las bacterias saprofitas. Su importancia es mayor en lagos distróficos, donde pueden algunas veces exceder en número a los bacilos no esporulados.

Microorganismos presentes en el agua

El agua contenida en lagos, pantanos, ríos, arroyos y mares es llamada *superficial,* y está sometida en mayor o menor grado a contaminación por microorganismos provenientes del agua atmosférica (precipitación), de corrientes superficiales y de todos los desechos o vertimientos deliberados que se hacen en ellas. Las poblaciones bacterianas, por tanto, difieren en número y calidad, según la procedencia del agua, su composición de elementos nutritivos y las condiciones biológicas, climatológicas y geográficas.

Las bacterias que se encuentran en el agua pueden agruparse en tres clases: bacterias naturales del agua, bacterias del suelo y bacterias de origen intestinal. Entre las bacterias naturales del agua, las más comunes son las del género *Pseudomona* (*P. fluorescens* y *P. aeruginosa)*, que producen un pigmento soluble en agua, dando a esta fluorescencia verde, y varias especies de los géneros *Serratia, Flavobacterium* y *Chromobacterium,* que producen en el agua pigmentos insolubles de color rojo, amarillo-anaranjado y violeta, respectivamente. Estas bacterias naturales del agua se consideran generalmente no patógenas para el hombre. Sin embargo, algunas de las formas fluorescentes que sobreviven a procesos de purificación causan sabores extraños en productos alimenticios. Las bacterias provenientes del suelo se encuentran en el agua principalmente durante las épocas de lluvia e inundaciones. Ellas no viven mucho tiempo fuera de su ambiente natural y se eliminan por sedimentación de la turbiedad que las acompaña. Entre las especies más comunes se encuentran las del género *Bacillus* (*B. cereus* y *B. subtilis*), grampositivos, aeróbicos productores de esporas y las de subgénero *Aerobacillus* (*B. maceraus y B. polymyxa*), con esporas y facultativos. *Sphaerotilus dichotomus,* una de las bacterias en forma de filamento, suele encontrarse tanto en aguas limpias como en estancadas. Generalmente ninguno de estos organismos tiene importancia sanitaria en el agua.

Entre los organismos de origen intestinal se encuentran los provenientes de la flora normal del intestino del hombre y de los animales de sangre caliente y se consideran indicadores de contaminación. Entre estos se pueden enumerar los siguientes: los bacilos del género *Clostridium,* grampositivos, formadores de esporas, anaeróbicos y productores de gas; los cocos del género *Streptococcus,* grampositivos, y los bacilos gramnegativos no esporógenos de los géneros *Escherichia, Enterobacter* y *Proteus.*

Los bacilos del género *Clostridium* como *C. sporogenes* y *C. perfringes* se encuentran en el intestino del hombre y los animales, en las aguas cloacales y en el suelo. Por su amplia distribución y resistencia al tratamiento, estas bacterias esporógenas son indicadoras de contaminación tardía de las aguas con materias fecales. La presencia de *Streptococcus fecalis* en las aguas es indicio de reciente contaminación, ya que estos organismos mueren rápidamente fuera del cuerpo humano. Por esta razón, su ausencia en el agua no puede considerarse como base de seguridad.

Entre las bacterias gramnegativas que no forman esporas y se encuentran frecuentemente en el agua se pueden citar: *Proteus vulgaris, P. mirabiles, P. morganni, Escherichia coli, Enterobacter aerogenes, Klebsiella* y *Aerobacter.* En los análisis rutinarios de laboratorio no se acostumbra diferenciar las especies, ya que se les considera a todas, en forma colectiva, como miembros del grupo coliforme, y se les da la misma importancia desde el punto de vista sanitario. La determinación de la presencia del grupo coliforme constituye el indicio más serio y fidedigno de contaminación, así como de la eficacia de la purificación y de la potabilidad del agua.

Ecología microbiana

Los entornos acuáticos típicos como ríos, lagos, estanques y manantiales difieren considerablemente en sus propiedades químicas y físicas, y por tanto, no es raro que también varíen los microorganismos que habitan en

ellos. A continuación, se presentan algunos ejemplos de las bacterias más representativas y el papel ecológico que cumplen en estos hábitats acuáticos.

Bacterias púrpura sulfurosas

Las bacterias púrpura depositan azufre y lo oxidan en sulfato. Son morfológicamente diversas y algunas pueden estar rellenas de gránulos de azufre en ambientes ricos de sulfuro. Se encuentran comúnmente en zonas anaerobias de lagos, así como en manantiales sulfurosos, y son fácilmente visibles como grandes masas o grupos por su color púrpura. La mayor cantidad de bacterias púrpura se encuentran en las profundidades de ciertas clases de lagos, donde se dan las condiciones para su desarrollo. Si hay condiciones anaeróbicas estables, suministro suficiente de H_2S y el agua del lago es suficientemente clara para permitir el paso de la luz penetre hasta la zona anaeróbica, se desarrolla una capa de bacterias púrpura. La actividad fotosintética de estas bacterias puede convertirse en fuente importante de materia orgánica en el ecosistema del lago.

Bacterias oxidantes del azufre

Algunas bacterias son capaces de crecer mediante la utilización de compuestos de azufre reducido; entre estas tenemos un grupo diverso de microorganismos como los géneros *Thiobacilos* y *Beggiatoa*.

El género *Thiobacilos* contiene bacterias gramnegativas con flagelo polar que derivan su energía de la oxidación del azufre elemental, sulfuros y tiosulfato. El azufre se oxida a sulfito y el sulfito se oxida a sulfato. El tiosulfato se desdobla en sulfuro y sulfito; el sulfito se oxida a sulfato y el otro átomo de azufre se convierte en azufre elemental. La oxidación del S forma iones sulfato e hidrógeno, lo que produce una disminución del pH.

Los organismos del género *Beggiatoa* se encuentran en la naturaleza en hábitats ricos en H_2S, por ejemplo, manantiales sulfurosos, lechos de algas marinas en descomposición, capas de lodo de lagos y aguas contaminadas con residuos orgánicos. En estos hábitats, los filamentos de *Beggiatoa* están llenos de gránulos de azufre. Estos organismos pueden oxidar el H_2S a S y después a SO_4^{-2}.

Un hábitat interesante de *Beggiatoa* es la rizósfera de plantas como el arroz u otras acuáticas de pantano que viven en terrenos anegados y, por consiguiente, anaeróbicos. *Beggiatoa* y bacterias filamentosas relacionadas pueden dificultar la sedimentación de lodos en las instalaciones de tratamiento de aguas residuales. Este problema se conoce como *azolve*, y si se presenta, las aguas residuales no quedan tratadas apropiadamente porque el efluente aún conserva un elevado contenido de DBO_5.

Bacterias reductoras de sulfato

Las bacterias reductoras de sulfato están distribuidas ampliamente en ambientes acuáticos y terrestres que se convierten en anaerobios por procesos activos microbianos de descomposición. El género bacteriano mejor conocido es *Desulfovibrio*, común en hábitats acuáticos o en terrenos inundados que contienen abundante material orgánico y niveles suficientes de sulfato. El principal gas volátil del azufre es el ácido sulfhídrico, que se forma fundamentalmente por la reducción bacteriana del sulfato.

Las bacterias desempeñan importantes papeles en los dos aspectos del ciclo del azufre, los oxidantes y los reductores. Las bacterias oxidantes de azufre y sulfuros producen sulfato, a menudo en forma de ácido sulfúrico, por lo que son responsables de la acidificación del ambiente. Las bacterias reductoras de sulfato lo utilizan como receptor de electrones en la respiración anaeróbica y producen sulfuro de hidrógeno, el cual es tóxico y reacciona con varios metales del suelo. La reducción de sulfato es, por tanto, un proceso biogeoquímico de importancia.

Reducción y oxidación bacteriana del hierro

El hierro es uno de los elementos más abundantes en la corteza terrestre, pero es un componente relativamente menor en los sistemas acuáticos, por su insolubilidad relativa en el agua. Se encuentra en dos estados de oxidación: ferroso (Fe^{+2}) y férrico (Fe^{+3}), y esta situación depende de manera importante del pH y el oxígeno.

Aunque el hierro ferroso es bastante insoluble en agua, es considerablemente más soluble que el férrico, de manera que la reducción bacteriana de férrico a ferroso produce alguna solubilización de este en la naturaleza. La reducción del férrico por bacterias anaerobias es muy común en los terrenos anegados, pantanos y sedimentos de lagos. El movimiento de aguas freáticas ricas en hierro, de ciénagas anaeróbicas o de terrenos anegados, puede producir el transporte de cantidades de hierro ferroso. Una vez estas aguas cargadas llegan a las regiones aeróbicas, el hierro ferroso se oxida rápidamente, en forma espontánea en compuestos férricos, que se precipitan hasta formar depósitos de color marrón. Un tipo de depósito de hierro, el llamado *hierro de las turberas*, se forma como resultado de la actividad de las bacterias reductoras de hierro férrico así: en el suelo de la turbera saturado de agua, bacterias aerobias facultativas lo reducen a ferroso, que es un estado más soluble; el hierro ferroso se va lixiviando al área de drenaje que rodea la turbera donde ocurre la oxidación, bien sea espontánea o por medio de bacterias oxidantes como *Gallionella* o *Leptotrix*, y se forma el depósito de hidróxido férrico insoluble.

Oxidación del hierro ferroso en pH ácido: el paso de ferroso a férrico en pH ácidos es lento, pero *Thiobacillus ferrooxidans* es capaz de catalizar esta reacción. Estas bacterias son frecuentes en drenajes ácidos de minas de carbón y manantiales ácidos; son responsables de la mayoría del hierro precipitado con pH ácido. El *T. ferrooxidans* vive en ambientes en que el ácido sulfúrico es el dominante y están presentes cantidades de sulfato. Por ejemplo, la pirita (FeS_2) no precipita como hidróxido, sino como un complejo de sulfato mineral denominado Jarosita $HFe_3(SO_4)_2(OH_6)$, precipitado amarillo responsable del fenómeno llamado *niño amarillo* por los mineros.

La mezcla de las aguas ácidas de las minas con las naturales de ríos y lagos, produce deterioro en su calidad, pues tanto el ácido como los metales disueltos son tóxicos para la vida acuática. Tales aguas tampoco son adecuadas para consumo humano ni para uso industrial.

Bacterias heterótrofas que precipitan el hierro: las bacterias comúnmente llamadas *bacterias del hierro* constituyen un grupo morfológica y fisiológicamente heterogéneo con algunas especies de difícil cultivo en laboratorio. Tienen un interés especial en la microbiología del agua, porque pueden causar alteraciones en la calidad. Su crecimiento y desarrollo en gran escala en los sistemas de distribución se manifiesta por la perturbación y alteración del agua: pueden causar olor y sabor desagradables, y también están asociadas con la tuberculización y corrosión de las tuberías, reduciendo o impidiendo el flujo hídrico. Este grupo incluye tanto microorganismos quimiolitotróficos como quimioorganotróficos. Entre los quimiolitotróficos se pueden citar las bacterias filamentosas que comprenden los géneros *Leptothrix, Crenothrix* y *Sphaerotillus*, caracterizados por los arreglos filamentosos de sus células, envueltas por una vaina, y el género *Gallionella* constituido por bacterias unicelulares, reniformes o curvadas que segregan filamentos largos (apéndices) en forma de cintas entrelazadas, a partir de hidróxido férrico [$Fe(OH)^3$] en sus secreciones mucilaginosas.

Entre los microorganismos quimioorganotróficos están las bacterias precipitadoras de hierro, que no lo oxidan, pero pueden indirectamente causar su deposición. Estas bacterias obtienen energía a partir de la oxidación de sales orgánicas de hierro, liberando este ion,

que se precipita en forma de hidróxido férrico; pero cuando se comparan con las bacterias filamentosas, la producción de óxido férrico es menor. Estas bacterias heterotróficas también están implicadas en la alteración de la calidad organoléptica del agua y en los problemas de corrosión de las tuberías.

Las bacterias precipitadoras de hierro son abundantes en el suelo, pero también se pueden encontrar en aguas de pozos, lagos y ríos; los géneros más representativos son *Enterobacter, Pseudomonas, Bacillus, Serratia* y *Corynebacterium*. Estas bacterias son normalmente cuantificadas por medio del recuento en placa, por la técnica de la placa vertida, utilizando un medio específico que contiene una sal orgánica de hierro, lo cual permitirá la formación de las colonias ferruginosas características.

Algunas bacterias en el agua se consideran perjudiciales porque ocasionan problemas de olor, color o precipitación de compuestos insolubles que se acumulan y reducen el diámetro de las tuberías. Entre estas bacterias se encuentran las ferruginosas, uno de los organismos más perjudiciales que se pueden encontrar en el agua. Su papel consiste en transformar compuestos solubles de hierro en compuestos insolubles (hidróxido férrico), el cual se puede depositar como una envoltura alrededor del organismo, como sucede en el *Sphaerotilus*, o se segrega formando pedúnculos adheridos a la bacteria, como en el caso de *Gallionella*. Estos depósitos de hierro dan lugar a la tuberculización de las tuberías y causan graves perturbaciones en los sistemas de conducción y en el caudal de agua.

Las bacterias sulfurosas son capaces de producir reacciones muy ácidas, como sucede con *Thiobacillus*, que oxida el azufre elemental a ácido sulfúrico, y produce una acidez del orden de pH 1,0, y ocasiona corrosión de tuberías y cañerías, y daños en maquinaria sensible. Además, por su producción vigorosa de ácido, estos organismos pueden destruir plantas de purificación de aguas residuales, edificaciones portuarias, puentes, construcciones de concreto, etc., y causar enormes pérdidas. Representantes de estas bacterias son el *Thiobacillus thiooxydans* y *T. ferrooxydans*.

El *Desulfovibrio desulfuricans* reduce los sulfatos y otros compuestos de azufre a sulfuro de hidrógeno.

Reducción del manganeso

El manganeso tiene varios estados de oxidación, siendo Mn^{+4} y Mn^{+2} las formas más estables y biológicamente relevantes. Muchos microorganismos quimioorganótrofos llevan a cabo la reducción anóxica de Mn^{+4} a Mn^{+2}. Las bacterias *Shewanella putrefaciens* y *S. oneidensis* crecen anóxicamente sobre acetato y otras fuentes de carbono no fermentable usando Mn^{+4} como aceptor de electrones.

Oxidación del manganeso: el manganeso es oxidado a pH neutro por unas pocas bacterias, siendo la más común *Leptothrix discophiora*. El género *Leptothrix* pertenece a las bacterias con vaina, las cuales son organismos filamentosos. Son frecuentes en hábitats de agua dulce ricos en materia orgánica como corrientes de agua contaminada, filtros de percolación y plantas de lodos activados. En hábitats donde hay hierro reducido, o compuestos de carbono, las vainas pueden quedar recubiertas de hidróxido férrico o de óxido de manganeso. La precipitación del hierro probablemente se deba a reacciones químicas, pero algunas bacterias con vaina oxidan a óxido de manganeso. La oxidación del Mn^{+2} no es exclusiva de *Leptothrix*; hay otras bacterias, así como hongos y levaduras, que pueden realizar este proceso.

Métodos de análisis bacteriológicos

Estos métodos consisten en análisis rutinarios para determinar la presencia de coliformes en el agua. Las bacterias coliformes no son patógenas, pero se asocian a menudo con organismos que sí lo son, convirtiéndose en un claro índice de seguridad bacteriológica de un cuerpo de agua. Las bacterias coliformes viven normalmente en los intestinos del hombre y otros organismos de sangre caliente. Estas bacterias son más resistentes que las bacterias patógenas; por ello, su ausencia en el agua es un índice de que el agua es bacteriológicamente segura para la salud humana. Para determinar la calidad bacteriológica del agua se utilizan varias técnicas, entre las cuales, las más usadas, son el método de filtro de membrana y la técnica de sustrato definido (APHA, AWWA & WPCF, 1995).

Método de fermentación en tubos múltiples

El método de fermentación en tubos múltiples determina la presencia y el número de bacterias coliformes mediante la siembra de una serie de porciones de un volumen determinado de muestra en tubos que tienen un medio favorable de cultivo. El método de los tubos múltiples se basa en leyes de probabilidades y se utiliza para obtener una estimación del número de bacterias en una muestra que se expresa como el *número más probable* (NMP). La determinación del NMP de coliformes en una muestra se efectúa a partir de la *técnica de los tubos múltiples*. Esta se basa en el principio de que las bacterias presentes en una muestra pueden separarse unas de otras por agitación, resultando una suspensión de bacterias individuales, uniformemente distribuidas en ella.

Consiste en la inoculación de volúmenes decrecientes de la muestra en un medio de cultivo adecuado para el crecimiento de las bacterias investigadas; cada volumen es inoculado en una serie de tubos. Por medio de soluciones sucesivas se obtienen inóculos, cuya siembra da lugar a resultados negativos, al menos en un tubo de la serie inoculada. La combinación de resultados negativos y positivos permite estimar la densidad original de las bacterias (NMP), debido la aplicación de cálculos de probabilidades. Para análisis de agua se utiliza el factor 10 de dilución, inoculándose múltiplos o submúltiplos de 1 mL de muestra en series de tres tubos para cada volumen que va a ser inoculado. Para muestras muy contaminadas se deben hacer diluciones mayores (10^{-2}, 10^{-3} y 10^{-4}). El examen se realiza en dos etapas (prueba presuntiva y prueba confirmativa) de realización obligatoria para toda muestra de agua.

La toma de la muestra de agua en el campo (embalse, río o quebrada) debe hacerse a unos 20 cm de profundidad, evitando remansos y cercanía a orillas. De cada sitio elegido se toma una muestra utilizando frascos de vidrio previamente esterilizados, de boca ancha y con capacidad aproximada de 100 mL. Una vez tomada la muestra, se rotula y se transporta refrigerada al laboratorio donde debe procesarse antes de 24 horas. En él, y siguiendo la técnica de los tubos múltiples, se homogenizan, se hacen diluciones de 10^{-2} y 10^{-3} en solución salina de peptona y se realizan las pruebas presuntiva y confirmativa.

La prueba presuntiva consiste en inocular volúmenes determinados de la muestra (10; 1; 0,1; 0,01) en series de tres tubos de caldo lactosado, que son inoculados a 35 °C durante 24 a 48 h. La producción de gas en el medio de cultivo indica una prueba presuntiva positiva para coliformes.

Dependiendo del número de coliformes esperado, se pueden preparar las series de tubos indicadas en la tabla 20.1

La prueba confirmativa consiste en el traspaso de cada cultivo de la prueba presuntiva, a tubos con *caldo lactosado verde bilis brillante* (CLVBB) y se incuba a 35 °C de 24 a 48 h. La producción del gas en este medio indica una prueba confirmativa positiva para coliformes. Para mayor información sobre esta técnica consúltense APHA, AWWA & WPCF (1995).

La tabla 20.2 muestra los criterios utilizados por la Organización Mundial de la Salud —OMS— (1978) para clasificar las aguas de acuerdo con el NMP de coliformes totales en 100 mL. La importancia de los análisis microbiológicos radica no solamente en la potabilidad del agua para uso doméstico, agrícola o industrial, sino que también tiene enormes aplicaciones en la limnología. Muestras de agua que presentan valores ele-

vados de coliformes totales, indican entrada de aguas residuales domésticas al ecosistema y, por tanto, riesgo de eutrofización.

Técnica de membrana filtrante (APHA, AWWA & WPCF *1995*)

Fundamentos del método: la técnica se fundamenta en la filtración de un volumen conocido de la muestra o de sus diluciones, a través de una membrana de poros muy pequeños (0,22 a 0,45 µm de diámetro) que pueden retener los microorganismos. Las bacterias atrapadas en los poros pueden crecer localmente y formar una colonia observable a simple vista. Se supone que en cada poro entró solo una bacteria. La filtración se realiza con un dispositivo (embudo de filtración) estéril, que puede ser plástico, de vidrio o de acero inoxidable (véase figura 20.1), montado sobre un frasco receptor con un soporte para la membrana de filtración. La esterilización del equipamiento se hace por ebullición (30 min), por autoclave (121 °C, 20 min) o por luz ultravioleta —UV— (para los filtros de vidrio y plástico). El sistema de filtración se completa con una bomba de succión. Existen soportes de filtración que permiten conectar 3 a 5 filtros en serie a una única bomba. Estos permiten procesar varias muestras simultáneamente.

Antes de la filtración, se preparan los medios de cultivo, y después de esterilizados se vierten en placas de petri, también estériles. El medio de cultivo debe ser específico para la bacteria que se desea cuantificar: los medios de cultivo pueden ser sólidos (con agar) o líquidos. Si son líquidos, deberá colocarse dentro de la placa de petri una almohadilla absorbente atóxica *(pad)* que absorba el medio de cultivo líquido.

Tabla 20.1 Relación entre densidad esperada de coliformes y diluciones efectuadas en tubos

Densidad esperada de coliformes	*Series decimales*
2-542	10,1 y 0,1 mL
20-5.420	1,0, 0,1 y 0,01 mL
200-54.200	0,1, 0,01 y 0,001 mL
2.000-542.000	0,01; 0,001 y 0,0001 mL

Tabla 20.2 Criterios utilizados por la OMS (1978) para la clasificación de las aguas de acuerdo con el número más probable (NMP) de coliformes totales en 100 mL

N.°	*clasificación*	*NMP de coliformes totales*
I	Calidad bacteriológica que no exige más que un simple tratamiento de desinfección	0-50
II	Calidad bacteriológica que requiere la aplicación de métodos habituales de tratamiento como coagulación y filtración	50-5000
III	Contaminación intensa que obliga a tratamientos más activos	5.000-50.000
IV	Contaminación extrema, que hace inaceptable el agua a menos que se recurra a tratamientos especiales	>50.000

Otros criterios seguidos para el uso del agua

Uso del agua	*NMP de coliformes / 100 mL*
Para baño, natación y recreo	Menos de 200 y no podrá exceder esta cifra cuando están asociados con aguas negras
Solo recreo (remo y pesca)	Hasta 1.000
Para agricultura	Hasta 5.000 coliformes totales y 1.000 fecales
Para acuicultura	Hasta 230 coliformes totales y 43 coliformes fecales

Técnica de membrana de filtración para coliformes totales y fecales (termotolerantes)

El procedimiento es el mismo que el de membrana filtrante, excepto por el medio de cultivo y la temperatura de incubación. Para coliformes totales se usa el medio agar *endo less*, y se incuba a 37 °C. Para coliformes fecales (termotolerantes) se usa el medio m-FC agar y se incuba a 44,5 °C. Puede usarse también el m-caldo lauril triptosa para membrana filtrante, siguiendo las técnicas europeas. El éxito del método depende del cuidado en la preparación y esterilización de todo el material, de las condiciones de asepsia durante el proceso de filtración y de la exactitud de la temperatura de incubación. La obtención de datos representativos depende de la selección del volumen por filtrar, y de la dilución.

Para el aislamiento y cuantificación de otras bacterias se utiliza el mismo procedimiento, y se usan el medio de cultivo y las temperaturas de incubación correspondientes. Para estreptococos fecales, por ejemplo, el medio será m-KF agar o m-Enterococcus agar para clostridios: *Clostridium perfringens* agar para estafilococos Baird y Parker, etc. Para los anaeróbicos, como los clostridios, debe adecuarse un ambiente sin oxígeno, utilizándose las jarras anaerobias.

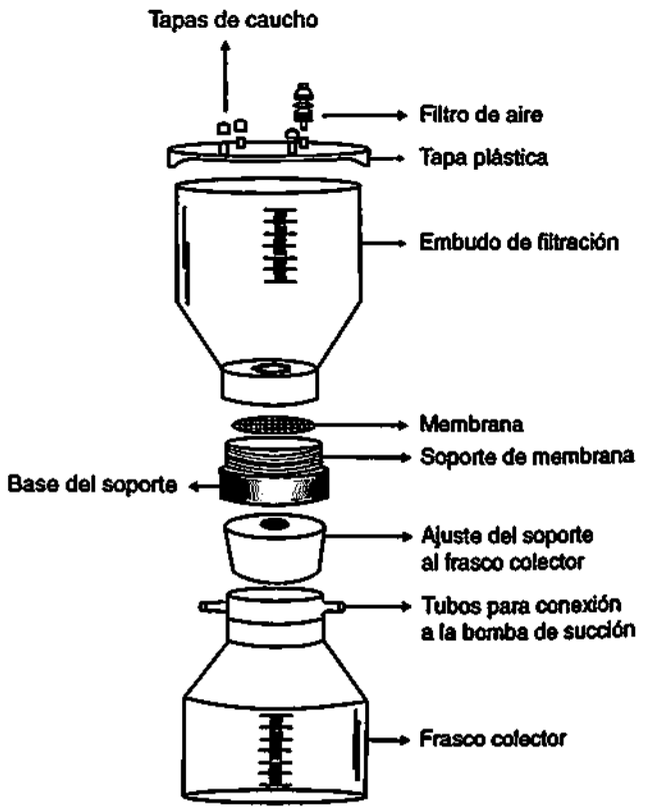


Figura 20.1 Componentes de un equipo de filtro de membrana

Determinación de coliformes totales y fecales por la técnica de sustrato definido

Dada la imperante necesidad de buscar alternativas más rápidas de análisis microbiológicos para determinar la presencia de bacterias del grupo coliforme y *Escherichia coli* en diferentes tipos de muestras, se han creado otras alternativas de detección, entre ellas el caldo Fluorocult LMX, el cual permite la de-

terminación simultánea de las bacterias coliformes totales y *E. coli*. El uso de estos sustratos definidos o cromogénicos garantiza que los resultados representen las condiciones reales de contaminación de un recurso hídrico.

Principio del método: la calidad nutricional del caldo y el sistema amortiguador de fosfatos garantiza alta tasa de crecimiento de coliformes presentes en una muestra. La detección simultánea de coliformes totales y *E. coli* es posible por la adición de sustrato cromogénico (X-Gal), el cual es tomado por los coliformes totales produciendo un color azulverdoso en el caldo. El sustrato fluorogénico (MUG) es clivado por la enzima B-D glucoronidasa, altamente específica para la *E. coli*, y es medido fluorométricamente por luz ultravioleta de longitud larga (360 nm). La concentración de triptófano produce la reacción de indol para confirmar adicionalmente *E. coli*.

Procedimiento: la detección de coliformes totales y fecales con esta técnica se basa en la utilización de 15 tubos de ensayo que contienen cada uno 9 mL de caldo Fluorocult LMX, empleando 3 series de 5 tubos, a los cuales se les hacen diluciones sucesivas y descendentes para obtener tubos negativos y positivos, y así estimar la cantidad de bacterias presentes, para luego reportarla como NMP/100 mL. A cada serie de tubos se inocula 1 mL de la dilución correspondiente, se incuba a 37 °C ±0,5 de 24 a 48 h.

Lectura e interpretación de resultados: la determinación cuantitativa de las bacterias se efectúa con la tabla de NMP/100 mL. Para el recuento de los coliformes totales se leen positivos los tubos que dan color azul y para coliformes fecales son positivos los que presentan fluorescencia en presencia de la lámpara de luz ultravioleta.

A los tubos que presentan fluorescencia hay que agregarles 0,2 mL del reactivo de Kovacs para confirmar la presencia de *E. coli*, evidenciada por la formación de un halo fucsia en la parte superior del caldo de 2 a 10 s, que indica formación del indol.

Calidad bacteriológica del agua para diferentes usos

A continuación, se relaciona la calidad bacteriológica del agua para consumo humano y doméstico indicando que para su potabilización se requiere solamente tratamiento convencional, entendiéndose por dicho tratamiento los procesos y operaciones llamados *coagulación, floculación, sedimentación, filtración y desinfección*, los cuales deben cumplir las siguientes reglas: coliformes totales NMP 20.000 microorganismos / 100 mL y coliformes fecales NMP 2.000 microorganismos / 100 mL.

Para uso agrícola: el NMP de coliformes totales no deberá exceder de 5.000 cuando se use el recurso para el riego de frutas que se consuman sin quitar la cáscara; para hortalizas de tallo corto, el NMP de coliformes fecales excederá de 1.000 cuando se emplee el recurso para el mismo fin del literal anterior.

Para usos recreativos mediante contacto primario (natación y buceo): coliformes fecales NMP 200 microorganismos / 100 mL, coliformes totales NMP 1.000 microorganismos / 100 mL.

Para fines recreativos mediante contacto secundario (deportes náuticos y pesca): coliformes totales NMP 5.000 microorganismos / 100 mL.

Calidad bacterial del agua en Brasil

En vista del amplio desarrollo de la limnología y sus diferentes áreas en Brasil, se toma la clasificación del agua según sus usos en dicho país, como sistema de referencia para Latinoamérica. La resolución Conama (Consejo Nacional del Medio Ambiente) número 20, de 1986, clasifica las aguas del territorio brasileño según sus usos, y para las aguas dulces establece:

Aguas clase especial, destinadas a:
- Abastecimiento doméstico sin desinfección previa o con desinfección simple y que no deben estar contaminadas con excreciones.
- Protección de las comunidades acuáticas: ausencia de coliformes fecales.

Aguas clase 1, destinadas a:
- Abastecimiento doméstico con tratamiento simplificado.
- Protección de las comunidades acuáticas.
- Recreación de contacto primario (para balnearios, deportes acuáticos con inmersión).
- Riego de hortalizas que serán consumidas crudas, y de frutas sin eliminación de la cáscara.
- Cría natural o intensiva (acuacultura) de especies para alimentación humana.

Para riego sin restricciones: ausencia de contaminación con excrementos

Aguas clase 2, destinadas a:
- Abastecimiento doméstico con tratamiento previo.
- Protección de las comunidades acuáticas.
- Recreación de contacto primario y secundario.
- Riego de hortalizas y de frutales.
- Acuicultura.

Para balnearios: menores o iguales que 1.000 coliformes fecales / 100 mL.
Para los otros usos citados: menores o iguales que 200 coliformes fecales / 100 mL

Aguas clase 3, destinadas a:
- Abastecimiento doméstico después del tratamiento convencional.
- Riego de árboles.
- Plantas forrajeras y cereales.
- Los animales.

Menores o iguales que 4.000 coliformes fecales / 100 mL

Aguas clase 4, destinadas a la navegación:
- A la armonía del paisaje.
- A usos menos exigentes.

Sin límites para coliformes fecales

Microbiología aplicada al diagnóstico y tratamiento de aguas

El agua es un recurso limitado y fundamental para la vida. Sin agua en la cantidad y calidad necesaria no es posible un desarrollo sostenible. Sin embargo, el acelerado crecimiento industrial y urbanístico ha ocasionado graves problemas de contaminación de los recursos hídricos, pues en muchos casos ha sido llevado a cabo sin planificación previa, originando innumerables situaciones de impacto negativo sobre el ecosistema acuático y la salud pública en general.

La efectividad para la prevención y control de la contaminación del agua depende fundamentalmente de las medidas de control y vigilancia que se establezcan, también del diseño y construcción de infraestructura de servicios públicos como plantas de potabilización y tratamiento de aguas residuales tanto domésticas como industriales.

El conocimiento y desarrollo actuales de la microbiología ha permitido utilizar los microorganismos tanto para la evaluación de las condiciones sanitarias del agua como para la implementación de medidas de depuración y recuperación de la misma.

Diagnóstico de la calidad del agua

Existen muchos contaminantes del agua. No todos son buscados cuando se examina la cali-

dad de las muestras que llegan al laboratorio: los contaminantes especiales corresponden a un pequeño conjunto de microorganismos, de diferentes grupos, conocidos como *indicadores de contaminación*. Los grupos indicadores de contaminación de aguas se consideran importantes tanto para aguas potables como para aguas envasadas.

Es aceptable considerar los coliformes como el grupo mejor indicador de contaminación en aguas. Se consideran no solo los denominados coliformes totales sino los que se conocen como coliformes fecales: en el grupo de coliformes fecales, el microorganismo más importante es *Escherichia coli*. Sin embargo, no se debe olvidar la importancia relativa de grupos como: *Pseudomonas*, *Enterococos*, *Staphilococcus*, *Aeromonas* y *Clostridium*.

La búsqueda de microorganismos indicadores de contaminación en aguas puede abordarse por medio de cuatro procedimientos básicos: *recuento en placa* (no descrito en este capítulo), *series de tubos múltiples* y *filtración por membrana* (ya descrito) y *prueba presencia-ausencia*. Cada metodología es escogida de acuerdo con la sensibilidad que se desee en el diagnóstico, el tiempo y el material del que se disponga, la estandarización interna del laboratorio de control de calidad y la reglamentación vigente.

La prueba presencia-ausencia: es una metodología desarrollada desde hace menos tiempo que las anteriores. Se basa en el principio de que cuando la contaminación es reducida y existe algún efecto ambiental que evite el desarrollo de las bacterias, es preferible sembrar la muestra en un medio de cultivo enriquecido para favorecer el crecimiento de aquellos microorganismos presentes. La presencia de contaminación se evidencia por la aparición de metabolitos que disminuyen el pH del medio, haciendo virar un indicador. El resultado positivo puede obtenerse a las 24 h y un resultado negativo solo puede reportarse hasta las 72 h.

Es en el campo de la búsqueda de coliformes donde se ha intentado diseñar un sinnúmero de procedimientos y de desarrollar en rapidez y sensibilidad los ya establecidos. La mejor aproximación se logra obteniendo medios de cultivo cada vez más específicos y enriquecidos, para que la detección sea efectiva y, casi siempre, sin necesidad de confirmación. Así pues, el desarrollo de la prueba presencia-ausencia y la implementación de las lecturas con sustancias fluorescentes, como el MUG (4-metilumbeliferil-D-glucurónido), permiten acortar el tiempo para proporcionar un resultado con alto grado de precisión. Cuando se emplea el MUG, el resultado está en el rango de 4 a 15 h y es positivo al ser detectada la fluorescencia del radical 4-metilumbeliferona con luz UV de 360 nm; en este caso no se requiere posterior confirmación de presencia de *E. coli*, pues el 96% de las cepas conocidas de este microorganismo y la totalidad de *E. coli* denominadas *enteropatógenas* tienen una enzima (la D-glucuronidasa) activa, que actúa sobre el compuesto mencionado.

Determinación de colifagos en muestras de agua

Diferentes tipos de fagos se han aislado de aguas contaminadas. Existen en la literatura muchos métodos para aislarlos. Se determina que los fagos están presentes siempre y cuando se aíslen bacterias de tipo *E. coli* y por esta razón pueden servir como indicadores de contaminación. Actualmente, la presencia de coliformes es el parámetro microbiológico más utilizado para evaluar la calidad del agua y el riesgo de las bacterias patógenas. Sin embargo, últimamente ha sido cuestionado, en cuanto a su utilidad para indicar presencia de virus y de contaminación fecal en aguas tropicales, a causa de su aislamiento en aguas naturales con poca evidencia de contaminación por aguas negras.

La determinación de niveles de bacteriófagos en el agua ha sido propuesta por algunos investigadores como un medio para evaluar la contaminación del agua con desechos domésticos, donde pueden estar presentes bacterias y virus enteropatógenos. La determinación de colifagos en una muestra de agua se basa en el principio de que dadas las condiciones de nutrición del hospedero, temperatura y tiempo de incubación, si hay colifagos en la muestra, se formarán calvas que serán visualizadas después de determinado período de incubación. Para esto, volúmenes adecuados de la muestra se inocularán, conjuntamente con un cultivo de la bacteria hospedera *E. coli* en cajas de petri con un medio de cultivo específico.

Los colifagos infectan y se multiplican en las bacterias sensibles y después de un período de incubación de 4 a 6 h, a 35 °C, se formarán áreas circulares de discontinuidad de crecimiento bacteriano (calvas), en todos los sitios en que las bacterias fueron lisadas por los fagos. Cada bacteriófago infectante producirá en la célula 200 fagos aproximadamente, los cuales saldrán e infectarán células bacterianas vecinas. A partir de la cuenta de las calvas formadas en el medio de cultivo, se calcularán el número de fagos presentes en la muestra.

Los microorganismos en el tratamiento de aguas residuales

Los procesos de tratamiento de aguas residuales son sistemas de cultivo microbianos a escala industrial, en los que los materiales orgánicos de dichas aguas se convierten en CO_2, CH_4 y nutrientes inorgánicos. Se utilizan dos tipos de procesos para el tratamiento de estas aguas: anóxicos, en los que los materiales orgánicos se convierten principalmente en metano y dióxido de carbono, y aeróbicos, en los que los materiales orgánicos se convierten en células microbianas y también en dióxido de carbono.

Las aguas residuales entran a la planta de tratamiento y después del tratamiento microbiano pueden ser vertidas a los ríos o someterse a tratamientos de potabilización.

Aspectos microbiológicos

En el tratamiento de aguas residuales se procura repetir, en ambiente reducido y en corto tiempo, los procesos que se verifican a lo largo de la trayectoria de un río con respecto a la autopurificación. Para esto es necesario que se proporcione, a las aguas residuales en la estación de tratamiento, las condiciones ideales que favorezcan la oxidación biológica, las cuales se refieren principalmente a la proliferación bacteriana, e introducción de oxígeno en el caso de los procesos de tratamiento aerobio.

La purificación de aguas ricas en material orgánico consiste, en última instancia, en oxidación de ese material hasta estabilizarlo, es decir, transformarlo en sustancias de estructura molecular simple y bajo contenido energético. Existen dos caminos para la oxidación biológica: aerobio y anaerobio, realizados respectivamente por bacterias que utilizan el oxígeno intramolecular y las que no lo requieren.

En el proceso aerobio se procura intensificar la proliferación de bacterias que, además de oxidar la materia orgánica, puedan formar masas capaces de absorber partículas en suspensión. Siendo los procesos aerobios destinados al tratamiento de la fase líquida que contiene finas partículas en suspensión, es muy importante que se verifique la floculación de ese material, dando origen a los grumos o *flocs* de sedimentación más rápida.

Gran número de bacterias poseen un envoltorio o vaina de consistencia gelatinosa, constituida por polisacáridos, que envuelven cada una de sus células. Esta vaina embebible en agua puede aumentar de espesor y al unirse a otras puede llegar a constituir verdaderas masas gelatinosas, que reciben el nombre de *zooglea*. Esta masa zooglea ha sido considerada el elemento responsable de la coagulación de un precipitado fino, para formar partículas mayores o *flocs* del material en suspensión en aguas residuales. Un ejemplo de estas bacterias es la *Zooglea ramigera*, cuya principal característica es la capacidad de formar gran cantidad de masa gelatinosa. La zooglea absorbe partículas en suspensión originando grandes *flocs* que se precipitarán asimilando,

junto con otras bacterias, la materia orgánica contenida.

Métodos de tratamiento aerobio

Lodos activados: este método se describió en el capítulo anterior; sin embargo, se presentan a continuación los microorganismos presentes en los flóculos: *Zooglea ramigera* y *Sphaerotilus natans*. También están presentes otras bacterias como *Bacillus cereus, Escherichia intermedium, Paracolobactrum aerogenoides, Nacardia actinomorpha* y una del género *Flavobacterium*. Todas llevan a cabo remoción de la DBO de las aguas residuales en un 76%. Es de anotar que la bacteria *Aerobacter aerogenes* cumple las mismas funciones de las anteriores, aunque es la menos activa entre ellas. La presencia de protozoos en gran número en el *floc*, especialmente ciliados como Vorticella, Paramecium y Blepharisma, constituye un importante indicio de buenas condiciones del lodo activado, pues trabajan como reguladores de bacterias, contribuyen a la formación del *floc* y remueven DBO.

Filtros percoladores: consisten en un lecho de material grueso, compuesto en la mayoría de los casos por piedras o materiales sintéticos de diversas formas, sobre el cual son aplicadas las aguas residuales mediante brazos distribuidores fijos o móviles. Alrededor de este lecho fijo se adhiere una población bacterial que descompone las aguas residuales a medida que percolan hacia el fondo del tanque. Después de un tiempo, la capa bacterial se desprende hidráulicamente del lecho para pasar a un clarificador secundario donde se separan los lodos formados.

La capa biológica en los filtros está formada por hongos: *Fusarium aquaeductum, Geotrichum candidum, Sepedonium sp.*, y *Ascoides rubescens*. Entre las algas figuran los géneros comunes en aguas contaminadas: *Euglena, Chlorella, Oscillatoria* y *Phormidium*. Entre las bacterias, además de las formadoras de zooglea, se encuentran algunas como *Nitrobacter* y *Nitrosomonas*, filamentosas como *Sphaerotilus* y *Beggiatoa*, y anaerobias en la base de la película como *Desulfovibrio*. Los protozoos se ubican en las capas superficiales y son más frecuentes los géneros *Epistylis, Opercularia, Paramecium, Oxytrichia* y *Euplotes*, como ciliados devoradores de bacterias; también está presente *Amoeba*.

Lagunas de estabilización u oxidación: en la capa superior de la laguna se forma una gran población algal que toma luz del Sol, dióxido de carbono y otros compuestos inorgánicos liberados por acción bacterial en la laguna, para producir el oxígeno necesario para que las bacterias efectúen la descomposición de materia orgánica. Junto a la entrada de la laguna predominan cloroflagelados como *Euglena, Probotrys, Chlamidomonas* y *Phacus*. En la región donde hay menos materia orgánica dominan algas verdes como *Chlorella, Chlorococcum, Micractinium, Scenedesmus, Actinastrum;* formas filamentosas como *Stigeoclonium;* algas verdeazules como *Microcystis;* y cloroflagelados como *Pandorina* y *Gonium*, entre otras. El género *Microcystis* crece en gran número en lagunas del trópico y produce, al descomponerse, un fuerte olor a desagüe. Se han realizado estudios experimentales de tratamiento de aguas residuales con cultivos de *Chlorella, Euglena* y *Oscillatoria*.

Métodos de tratamiento anaerobio

Digestión anaerobia: consiste, básicamente, en la degradación biológica de sustancias orgánicas complejas en ausencia de oxígeno libre. Así, grandes cantidades de materia orgánica contaminante pueden ser destruidas y el metano resultante constituir una excelente fuente alternativa de energía. Solo algunas bacterias producen metano y el proceso completo de degradación involucra una cadena alimenticia de bacterias anaerobias no metanogénicas y metanogénicas interactuando.

El proceso consiste en tres etapas. La primera involucra a las bacterias fermentativas hidrolíticas, la segunda comprende el grupo de bacterias acetogénicas, las cuales degradan el proprionato y los ácidos grasos, alcoholes y algunos ácidos aromáticos a acetato, CO_2 y H_2. El grupo terminal son las bacterias metanogénicas, que utilizan el H_2 producido para reducir CO_2 a CH_4 y H_2O o descarboxilan el acetato a CO_2 y CH_4. Estas tres funciones se pueden llevar a cabo simultáneamente en un dispositivo anaerobio convencional o biodigestor.

El grupo de bacterias fermentativas está compuesto de una mezcla de muchas especies bacterianas. Algunas son anaerobias obligadas y otras facultativas, como estreptococos y enterobacterias. Se encuentran especies mesofílicas anaerobias de los géneros *Bacteroides, Clostridium, Butyrivibrio, Eubacterium, Lactobacillus* y *Bifidobacterium*.

Procedimiento para tomar muestras para análisis bacteriológicos

Las muestras para análisis bacteriológicos se deben tomar en frascos que se hayan lavado con extremo cuidado, enjuagados con agua limpia y esterilizados por no menos de 60 min a 170 °C. Debe evitarse que el agua toque algún objeto mientras pasa del punto de captación a la botella. También es imperativo que la parte baja del tapón y la boca de la botella no toquen nada que pueda contaminar la muestra.

Los frascos que se destinen para recolección de muestras de agua con cloro residual deben llevar un agente declorador, a no ser que contengan caldo para siembra directa. El tiosulfato de sodio es un agente satisfactorio de decloración; su presencia en una muestra de agua clorada, en el instante de la recolección, neutraliza cualquier cloro residual y evita que prosiga la acción bactericida del cloro durante el tiempo que la muestra se encuentra en tránsito al laboratorio. En tales condiciones es probable que el examen bacteriológico indique el verdadero contenido bacteriano de la muestra en el momento del muestreo.

El tiosulfato de sodio se debe agregar al frasco de muestra cuando esté limpio y seco, antes de la esterilización, en una cantidad que proporcione una concentración aproximada de 100 mgL^{-1}; esto se obtiene agregando 0,1 mL de solución de tiosulfato al 10% en un frasco de 100 mL. A continuación se tapa el frasco, se recubre y se esteriliza.

El examen bacteriológico de las muestras de agua se debe iniciar inmediatamente después de la recolección; sin embargo, muy raras veces se puede proceder así y se deben establecer normas más prácticas. Por tanto, se recomienda que los procedimientos técnicos inicien dentro de la hora siguiente a la recolección de la muestra. El tiempo permisible entre la captación de esta y el examen bacteriológico no debe ser mayor que 6 h para aguas muy contaminadas y a 12 h para aguas relativamente puras. En ningún caso ese lapso debe exceder 24 h.

En el período que transcurra entre recolección y examen se debe mantener la temperatura de la muestra entre 6 y 10 °C. Para lograr estas condiciones, en el transporte se meten las botellas con las muestras en un termo que tenga una bolsa con hielo. En el laboratorio pueden guardarse en el refrigerador si no se van a analizar inmediatamente, pero evitando temperaturas demasiado bajas que lleguen a congelarla.

Toma de muestras de diferentes fuentes

Para tomar muestras sin alterarlas no se debe enjuagar los frascos con ellas; además, se debe dejar un amplio espacio de aire para facilitar la mezcla de la muestra, como paso previo al examen.

Toma de muestras de un grifo: se abre el grifo por cerca de 5 min y después se cierra. Se esteriliza la boca del grifo, manteniendo por un momento la llama de una lámpara de alcohol en contacto con el metal alrededor de la boca de este. Se deja que el metal se enfríe un poco y se abre el grifo por unos segundos. En el momento del muestreo se restringe el flujo de la llave, para que se pueda recoger el

agua sin salpicaduras. Se destapa la botella y se inicia enseguida la recolección de la muestra. Cuando la botella se ha llenado unas tres cuartas partes se tapa de nuevo, y se guarda en el termo para enviarla al laboratorio.

Toma de muestras de agua de pozos con bomba: la bomba deberá haber funcionado sin interrupción una o más horas antes de captar la muestra. Esta puede tomarse en la descarga libre de la bomba, en caso de tenerla, o en algún grifo colocado para tal fin, y se seguirán las instrucciones dadas para la toma de muestras de un grifo.

Toma de las muestras de agua de estanques: se sujeta la botella por la parte inferior con una mano y se invierte boca abajo; con la otra mano se sostiene el tapón con su correspondiente cubierta. Se sumerge la botella boca abajo rápidamente por una distancia de 30 cm y entonces se voltea hasta que esté inclinada boca arriba formando con la horizontal un ángulo de 45°; al tiempo se crea una corriente artificial moviendo el brazo hacia delante, de tal manera que el agua que toca la mano no entre en la botella mientras se llena hasta sus tres cuartas partes. Se saca del agua lo más rápido posible, se tapa inmediatamente, se mete en el termo y se envía al laboratorio por la vía más rápida.

Volumen de la muestra: el volumen de la muestra debe ser el suficiente para verificar todos los ensayos que se requieran, de preferencia, alrededor de 100 mL.

Datos de identificación: todas las muestras deben ir acompañadas de datos completos y exactos de identificación y descripción. No se deben aceptar para examen muestras que no se identifiquen en esa forma.

21

Limnología aplicada a la acuicultura

La *acuicultura* es un campo de la limnología aplicada mediante el cual se toman organismos de la naturaleza y se someten a cuidado intensivo bajo condiciones controladas, con el fin de obtener el máximo rendimiento productivo. Esta actividad a menudo lleva consigo también un mejoramiento genético. En los capítulos anteriores se discutió ampliamente acerca de las características fisicoquímicas y biológicas del agua y de los requerimientos generales para la supervivencia de la fauna acuática. Pero, entre conocer estos principios, y aplicarlos para obtener un máximo de productividad, existe un conocimiento tecnológico que solo lo da un entrenamiento adecuado y una larga experiencia. Entre los tratados más importantes realizados para el medio neotropical recientemente está el de Wedler (1998), quien en su obra *Introducción en la acuicultua con énfasis en los neotrópicos*, sienta las bases para un manejo de cultivo de gran diversidad de especies de nuestro medio, adaptado a las condiciones del trópico.

Las exigencias de todas las especies no son iguales: unas viven en aguas frías, otras en aguas templadas y otras en aguas cálidas. Mientras que unas son tolerantes a cambios de oxígeno, otras solo lo aceptan dentro de estrechos rangos. El suministro de alimento, la calidad del agua y el diseño de los estanques desempeñan un papel definitivo en el éxito del cultivo.

Los países neotropicales son especialmente ricos en fauna íctica; se estima que en el Amazonas pueden existir cerca de 2.000 especies (Rzóska, 1978; Junk *et al.*, 1983). Sin embargo, el recurso en estos países es todavía explotado mediante formas irracionales, que van desde la dinamita hasta la pesca intensiva con aparejos inadecuados, que están agotando aceleradamente el recurso natural, sin darle oportunidad de recuperación. Una de las alternativas más promisorias para el neotrópico es aprender a conocer y manejar el inmenso potencial íctico que se posee, pero del cual infortunadamente aún se tiene muy poco conocimiento.

La acuicultura se asocia normalmente a la piscicultura, pero en el trópico existen otras alternativas como el cultivo de ostras, de mejillones, de jaibas, de langostas y de camarones de agua dulce y de mar, de gran porvenir económico y alimenticio en Colombia. Además, es una forma de disminuir la presión de los pescadores sobre el recurso natural. En Latinoamérica, la piscicultura se conoce desde finales del siglo XIX, pero solo en los últimos años ha tenido un desarrollo considerable.

Bases limnológicas de la acuicultura

En el campo de la acuicultura, varios factores físicos y químicos deben aprender a manejarse:

La temperatura: es el primer factor que debe conocerse, pues los organismos acuáticos son muy sensibles a este parámetro. Prácticas de sombrío con plantas o techos ayudan a controlar cambios bruscos de la misma. Un aumento exagerado de temperatura acelera el agotamiento del oxígeno en el agua, por escape físico de la misma y por un mayor gasto en los procesos de descomposición de la materia orgánica y respiración. La ventaja de la temperatura en el trópico es que sufre pocos cambios a lo largo del año, por lo que se convierte en una variable de fácil control. Lo importante es conocer las exigencias de las especies de peces con los cuales se esté trabajando. Así, deben conocerse las exigencias de los organismos poiquilotermos, homotermos, estenotermos y euritermos, siendo los poiquilotermos los mejores adaptados para acuicultura. El calor en el agua influye directamente en el metabolismo de los organismos e indirectamente en la calidad de esta. La temperatura óptima para la acuicultura en los trópicos es de 27 °C, para especies de zonas bajas.

El oxígeno: es un gas esencial para la vida en el agua y, al tiempo, es el parámetro más difícil de controlar en programas de acuicultura. El abonamiento de los estanques trae, por un lado, sobresaturación de oxígeno al producirse mayor fotosíntesis; pero al mismo tiempo, el exceso de biomasa no removida en su debido momento, se convierte en un factor negativo por el gasto de oxígeno en la descomposición de materia orgánica. Lo ideal es mantener un nivel de oxígeno entre el 80 y 100% de saturación. Tanto el déficit como el exceso son inconvenientes para las especies. Factores como la densidad y el aumento de biomasa también afectan la concentración de oxígeno en el agua. La demanda bioquímica de oxígeno (DBO) es uno de los problemas principales en la acuicultura, pero las exigencias de oxígeno varía según la especie. Los peces en promedio respiran diariamente 15 mg de oxígeno por gramo corporal (Wedler, 1998).

Una saturación de oxígeno inferior a 20% indica peligro para la mayoría de las especies (peces en la superficie del agua significa alerta de escasez de oxígeno); menor del 50% es malo, pero algunas especies pueden tolerarlo; entre el 50 y el 80% es bueno para la mayoría de las especies; entre el 80 y 100% se presentan las condiciones óptimas para todos los organismos; mayor del 100% es bueno por corto tiempo (puede presentarse la enfermedad de burbuja) y mayor de 300% es mortal para la mayoría de los peces (Wedler, 1998).

El mantenimiento de niveles adecuados de oxígeno en el agua puede hacerse mediante aparatos mecánicos, los que resultan muy costosos para el pequeño y mediano acuicultor. Técnicas como recambio frecuente del agua, aumento de superficie de contacto con el aire, turbulencia, cascadas y aumento de fotosíntesis, pueden suplir las necesidades de oxígeno.

El dióxido de carbono: es un gas igualmente difícil de manejar, ya que al ponerse en contacto con el agua forma ácido carbónico, el cual al disociarse, forma bicarbonatos y carbonatos que, de acuerdo con la actividad respiratoria o fotosintética, causa cambios bruscos de pH en el ciclo día-noche. Algunos autores recomiendan agregar cal para ayudar a estabilizar el pH y proporcionar un aumento extra de CO_2 para la fotosíntesis. Valores entre 5 y 10 mg / L son óptimos para los peces, pero valores superiores a 40 mg / L se tornan peligrosos para la vida en el agua. Los organismos de poco movimiento soportan mayores concentraciones de CO_2 que los más activos. Una mayor actividad acelera el metabolismo y, por tanto, ocasiona mayor consumo de oxígeno. En términos generales, un pez al consumir 32 g de O_2 produce 44 g de CO_2 (Wedler, 1998).

La alcalinidad: representa la cantidad de bicarbonatos y carbonatos presentes en el agua. Una concentración alta de alcalinidad favorece una producción más elevada y da mayor estabilidad al estanque. Los peces son también menos atacados por enfermedades. Alcalinidades con valores de alrededor de 250 mgL^{-1} ofrecen los meyores rendimientos en la producción. Sin embargo, agua demasiado alcalina puede causar daños en la epidermis y las branquias de los peces. Aguas con alcalinidad entre 0,0 y 0,5 mgL^{-1} no sirven para acuicultura; entre 5 y 25 mgL^{-1} hay peligro de enfermedades y muerte; entre 25 y 100 mgL^{-1} se presenta fertilidad mediana y no hay peligro de mortalidad; entre 100 y 250 mgL^{-1} hay mucha fertilidad sin problemas de salud; y valores superiores a 250 mgL^{-1} proporcionan condiciones óptimas de productividad, si las demás condiciones son adecuadas (Wedler, 1998).

El pH: expresa el grado de acidez o basicidad del medio. Para el acuicultor, un pH ligeramente básico es el que le proporciona mejor rendimiento. Para el cultivo de peces ornamentales tropicales es preferible mantener un pH ligeramente ácido. La mayoría de las aguas continentales o dulces poseen valores de pH entre 6,0 y 10,0, consideradas fértiles para propósitos de acuicultura. El pH varía notablemente en medios muy eutrofizados en el ciclo día-noche, al ritmo de la fotosíntesis y la respiración. El equilibrio de CO_2 y de pH en el agua está influenciado por los procesos biológicos; así, si predomina la fotosíntesis, disminuye el CO_2 y aumenta el pH; lo contrario ocurre con la respiración. El acuicultor debe conocer bien estos principios para obtener mejor rendimiento en sus cultivos. Con el fin de mantener el pH más o menos constante, los acuicultores utilizan la cal [CaO o $Ca(OH)_2$] con el fin de conservar un nivel alto de bicarbonato y obtener una acción *buffer* en el agua. Si el pH permanece muy alto debe agregarse un ácido débil o cualquier sustancia que libere H^+ en el agua.

La dureza: está representada básicamente por los iones de calcio y magnesio presentes en el agua. Durezas con valores superiores a 180 o 200 mgL^{-1} causan problemas en la epidermis y las branquias de los peces. Cambios fuertes de dureza causan también problemas osmóticos en ellos. Los peces ornamentales de selvas tropicales se reproducen en aguas blandas o de baja dureza. Si se quiere aumentar la dureza del agua, sin elevar el pH, debe agregarse $CaSO_4$ (yeso) que proporciona una dureza estable. Esta depende en gran parte de la geología de la región. Durezas altas pueden causar problemas en la epidermis y en las branquias. Por su lado, durezas bajas indican poca productividad. Si se agrega CaO, $Ca(OH)_2$ y $CaCO_3$ al cultivo, aumenta la cantidad de cationes de calcio, elevando la dureza total.

La conductividad: expresa la cantidad de iones totales disueltos en el agua y está en relación directa con la dureza. Aguas con alta conductividad (o también, salinidad) representan un limitante osmótico para la mayoría de las especies, excepto las eurihalinas o estuarinas, que resisten amplios rangos de variación; ejemplos son el camarón, el salmón y la anguila. La salinidad es el factor más importante en el cultivo de especies marinas y estuarinas. Muchas especies eurihalinas son capaces de adaptarse bien a condiciones marinas y estuarinas, y viceversa; lo hacen mediante migraciones periódicas, pero un cambio brusco puede ser letal. Los alevinos son más sensibles que los adultos. Algunos peces como la tilapia roja pueden resistir cambios de salinidad hasta del 120%. En el cultivo de animales eurihalinos adaptados al agua dulce (por ejemplo lebranche, *Mugil liza*) es aconsejable mantener el nivel de conductividad un poco elevado para mejor desarrollo de los peces, aumentando, por ejemplo, la dureza (Wedler, 1998).

El tiempo de residencia del agua: en los estanques es un factor sumamente importante, ya que está relacionado con la calidad del agua. Este se calcula dividiendo el volumen del estanque por la cantidad de agua que entra por minuto:

$$Tr = \frac{V}{C},$$

donde:

Tr es el tiempo de residencia.

V corresponde al volumen del estanque.

C es el caudal que ingresa por minuto.

A mayor tiempo de residencia, mayores posibilidades de que se acumule materia orgánica y, por tanto, de un deterioro de la calidad del agua. De nuevo, este factor se torna crítico para especies poco tolerantes y no es tan seve-

ro para las que sí lo son. Depende, por tanto, de la densidad de población, su biomasa, su tasa de alimentación, los niveles de contaminación, la fertilización, la temperatura y la concentración de oxígeno, entre otros. Cada cultivo debe calcular las necesidades de agua para cada caso.

Por otro lado, unas especies requieren "sentir" la corriente del agua (reófilos); en cambio, otras se desarrollan muy bien en aguas completamente quietas. Velocidades altas de corriente hacen que los animales tengan que gastar más energía, lo que disminuye la productividad; corrientes de 10 cm / s son muy lentas; entre 10 y 25 cm / s son lentas; entre 25 y 50 cm / s son medianas; entre 50 y 100 son rápidas y mayores de 100 cm / s son muy rápidas.

La evaporación es también otro factor que debe controlarse, para lo cual debe asegurarse una provisión constante de agua que reemplace pérdidas por evaporación. Debe evitarse la presencia de plantas acuáticas de hojas flotantes, pues ellas incrementan la pérdida de agua por transpiración.

La entrada de agua al estanque debe hacerse en lo posible por gravedad, ya que el bombeo resulta costoso, sobre todo para el pequeño y mediano acuicultor.

El control de la entrada de los sedimentos a los estanques es a menudo uno de los problemas más serios con que se enfrenta el acuicultor. Los sedimentos causan problemas en las branquias de los peces, enturbian el agua disminuyendo la actividad fotosintética y colmatan el estanque. Aguas que provienen de lugares erosionados arrastran muchos sedimentos, especialmente durante fuertes lluvias. Para ello, deben construirse desarenaderos que atrapen estos sedimentos antes de su llegada a los tanques de cultivo. Algunos organismos como las ostras, camarones, carpas, cachamas y tilapias toleran bien niveles medios de turbiedad; turbiedades superiores a 80 mgL^{-1} son inadecuadas para piscicultura. También se recomienda construir compuertas de fondo *(monjes)* para eliminar periódicamente el exceso de sedimentos y la materia orgánica acumulada. La mayoría de los peces toleran cantidades de sedimentos menores de 80 mgL^{-1}. La trucha es la menos tolerante a los sedimentos. La cantidad de sedimentos se mide indirectamente por medio de la transparencia del agua. Aguas muy turbias tienen poca transparencia (medida con el disco Secchi). Para bajar la turbiedad del agua se utilizan varios métodos, entre ellos el alumbre. Pero como este baja la alcalinidad y el pH, se aconseja simultáneamente agregar cal al medio. El manejo de estas situaciones es delicado y solo se adquiere con la experiencia.

El color: es a menudo un indicador de la calidad del agua para acuicultura. Por ejemplo, aguas verdes con transparencias de 0,3 a 0,4 m indican que contienen muchas algas y que son ideales para la mayoría de los peces, excepto la trucha. La luz también influye en la orientación y el comportamiento de los peces; muchos orientan su lado dorsal hacia la fuente de luz. Se ha comprobado cómo muchos animales acuáticos realizan sus migraciones orientados por la posición del sol y de la luna. Algunos organismos son más activos durante la noche y otros, durante el día. Larvas de camarón y muchos peces, por ejemplo, se desarrollan mejor en lugares poco iluminados.

En la acuicultura debe evitarse la formación de cuerpos de agua anaeróbicos. A esta situación se llega por exceso de materia orgánica en descomposición, que disminuye el oxígeno del agua y produce H_2S, gas tóxico para la mayoría de los organismos acuáticos. Si en un estanque se forma exceso de H_2S debe vaciarse, deben removerse los lodos y dejarse secar completamente. Bajo condiciones de anoxia también se forma hierro soluble (Fe^{++}), el cual, en concentraciones superiores a 0,1 mgL^{-1} es muy peligroso para la vida en el agua. El hierro forma hidróxido de hierro que se deposita en las branquias de los peces como una costra gelatinosa, impidiendo el intercambio gaseoso. El hierro se elimina aplicando cloro y filtrando luego el agua. El yodo ayuda a la regulación del metabolismo de los animales; se agrega en cultivos de peces ornamentales para inducir la reproducción. El cobre entra al agua por contaminación principalmente de

origen industrial y agrícola; valores superiores a 0,1 mgL^{-1} afectan los peces. La demanda bioquímica de oxígeno (DBO_5) representa la cantidad de materia orgánica biodegradable en el agua: valores superiores a 4,0 mgL^{-1} significan un peligro en acuicultura.

Para evitar desoxigenaciones peligrosas en los trópicos se deben construir estanques poco profundos para que la luz llegue hasta el fondo, favoreciendo de esta manera la fotosíntesis y, por tanto, la oxigenación de toda la columna de agua.

Perspectivas de la acuicultura en el neotrópico

La acuicultura en zonas templadas y en Asia tropical data de hace cientos de años; por ello, las técnicas allí desarrolladas y las especies utilizadas obedecen a patrones ya establecidos y suficientemente conocidos.

En el trópico americano, el cultivo de especies acuáticas no forma parte de nuestro sistema cultural y agropecuario. Para las poblaciones que viven a lo largo de los grandes ríos y las costas marinas, la actividad pesquera ha sido tradicionalmente la fuente de alimento y de ingresos económicos de cierta importancia. En cambio, para las poblaciones que viven en las zonas andinas, donde no existen especies de tallas comerciales, el pescado no es un elemento importante de la dieta alimenticia. El campesino suple las necesidades de proteína animal con el ganado vacuno, cerdos, aves de corral y ocasionalmente fauna silvestre. Tener un pequeño estanque para cultivo de peces no ha hecho parte de su vida ni de su cultura.

Peces promisorios para acuicultura en Colombia

A causa de la gran variedad de especies de peces existentes en el neotrópico, no solo por la diversidad del medio, sino también por la variedad de pisos térmicos, únicamente se tratarán aquí algunas con las que se ha trabajado en los últimos años en Colombia.

Entre los esfuerzos por desarrollar la piscicultura como actividad para suministro de proteína complementaria a la dieta campesina de la región andina, se encuentran los trabajos realizados en la Universidad de Caldas (Manizales) por Ramos (1973). Dicho autor y sus colaboradores iniciaron un intenso programa con los campesinos de la región para construir pequeños estanques (de entre 80 y 800 m^2) para el cultivo de peces. Las especies con que trabajaron y obtuvieron resultados satisfactorios fueron: tilapia *(Oreochromis niloticus y Tilapia rendalli)*, bocachico *(Prochilodus reticulatus magdalenae)*, mojarra amarilla *(Petenia kraussii)*, barbudo negro *(Rhamdia sp.)* y carpa *(Ciprinus carpio)*.

Posteriormente, Builes y Urán (1974), en la Universidad de Antioquia, realizaron un estudio sobre el ciclo sexual de la sabaleta *(Brycon henni)*, su comportamiento y fecundación artificial. La sabaleta es una especie muy apreciada en clima templado a medianamente cálido, pero su cultivo masivo aún no se ha desarrollado. Macías (1976) publica una guía sobre piscicultura y pesca para acuicultura campesina. Luego, Patiño (1986) publicó una guía para la piscicultura artesanal, en la cual discute las bases ecológicas de la vida de los peces, la construcción de estanques y finalmente recomienda las especies más promisorias para cultivo en Colombia, clasificándolas como especies de aguas frías, de aguas templadas y de aguas cálidas. Piedrahita y Montoya (1988) tratan los aspectos básicos sobre el manejo de las especies de peces que se van a cultivar; la figura 21.1 muestra esquemáticamente estas especies.

El trabajo más significativo para Colombia en los últimos diez años es el realizado por Wedler (1998). Su obra *Introducción en la acuicultura con énfasis en los neotrópicos* constituye la principal obra de referencia para las personas o entidades interesadas en esta actividad. Allí se encuentra todo tipo de recomendaciones para el cultivo de gran variedad de especies, desde invertebrados hasta peces. En Colombia se destaca el centro de

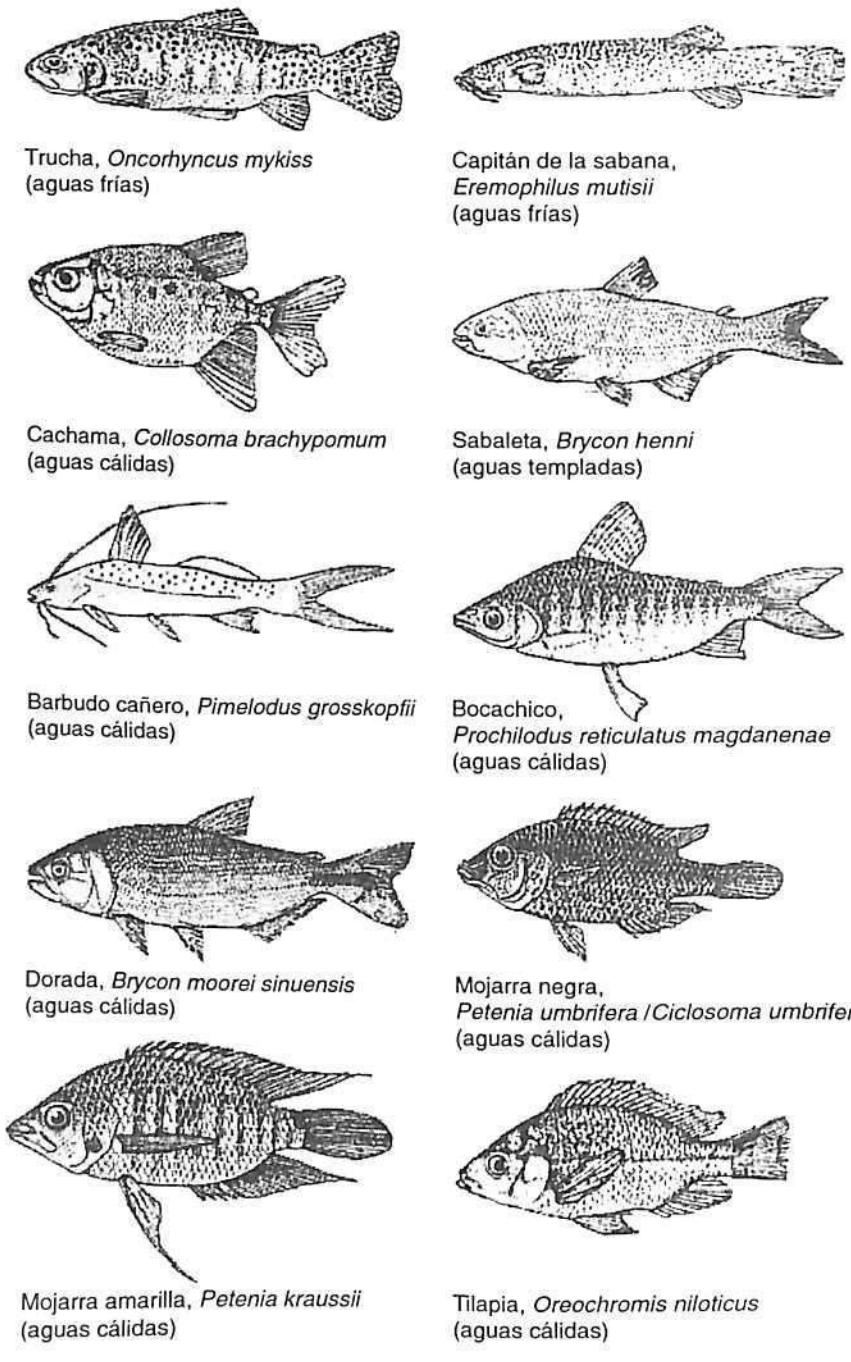


Figura 21.1 Especies tropicales promisorias para acuicultura

Fuente: modificada de Dahl (1971).

experimentación piscícola de la Universidad de los Llanos.

Cuando se habla de trópico, se refiere a la zona ecuatorial que comprende tanto regiones cálidas como frías, pues el factor altura sobre el nivel del mar es determinante.

Peces de aguas frías: entre ellos están el capitán de la sabana *(Eremophilus mutisii)* y la trucha arco iris *(Oncorhyncus mykiss)*. El capitán de la sabana es una especie autóctona que alcanza tallas de hasta 50 cm, pero por la presión provocada por la introducción de la trucha arco iris, esta especie se ha visto reducida y su cultivo no se practica. La trucha arco iris, por su parte, es una especie foránea introducida en Colombia desde la década del treinta y por disponerse de tecnología para su cultivo (también importada), se impuso en casi todo el territorio nacional, en alturas superiores a 2.200 msnm, con temperaturas por debajo de 17 °C. Las exigencias ecológicas y alimenticias de esta especie y lo difícil de su cultivo, la hacen supremamente costosa para el campesino mediano, por lo que se ha extendido principalmente a nivel industrial.

En lagunas naturales como La Cocha (Nariño) y La Tota (Boyacá) se han hecho algunas experiencias de cultivo en jaulas flotantes, con resultados satisfactorios (véase figura 21.2).

Peces de aguas templadas: son aquellos que se desarrollan entre 1.200 y 1.800 msnm y temperaturas anuales que varían entre 18 y 23 °C. Entre estos peces se encuentran el "jabón" *(Pygidium caliense)*, del cual aún son poco conocidos sus ciclos de vida y sus hábitos alimenticios, y la sabaleta *(Brycon henni)*. Este último es un pez omnívoro, que se alimenta tanto de macroinvertebrados acuáticos como de frutas y semillas y alcanza tallas de hasta 35 cm; aunque ya se ha obtenido su reproducción inducida mediante hipofización, aún no se han logrado cultivos comerciales.

Peces de aguas calientes: son aquellos que se desarrollan por debajo de 1.000 msnm y a temperaturas superiores a 24 °C. Entre estos tenemos las doradas *(Brycon moorei moorei* y *B. moorei sinuensis)*, las cuales crecen hasta cerca de 50 cm y llegan a pesar de 4 a 6 kg. Sus hábitos alimenticios son principalmente omnívoros, similares a los de la sabaleta. En cautiverio aceptan alimentos concentrados, lo que las haría especies muy promisorias para acuicultura. Su cultivo comercial aún no se ha logrado por falta de más experimentación.

Las mojarras de agua dulce, mojarra negra *(Petenia umbrifera)* y mojarra amarilla *(P. kraussii)* son dos especies que también aceptan concentrados y se adaptan a vivir en aguas estancadas. La mojarra negra puede alcanzar tallas hasta de 50 cm y la mojarra amarilla hasta de 30 cm. De estas especies tampoco se han logrado cultivos comerciales.

El barbudo cañero, capaz o barbul negro *(Pimelodus grosskopfii)* y el barbudo blanco *(P. clarias)* son especies que pueden crecer hasta 30 cm, se adaptan muy bien al cautiverio y aceptan alimentos concentrados y aún estiércol, por lo que serían especies muy promisorias para cultivo. Algunas personas opinan que estas especies se podrían engordar como cerdos en estanques familiares.

El bocachico *(Prochilodus reticulatus magdalenae)* crece hasta 50 cm y es una de las especies más abundantes y populares como alimento en las regiones cálidas del país.

Ensayos de cultivo demuestran que se puede producir hasta una tonelada de bocachico por hectárea y por año.

Recientemente se han adelantando ensayos de reproducción y engorde de *Colossoma macropomum* (cachama negra) y *Piaractus brachypomum* (cachama blanca) originarias del Orinoco y el Amazonas. La cachama es un pez omnívoro que acepta también alimento concentrado; es muy promisorio para el cultivo, ya que puede dar rendimientos hasta de 8 ton / ha por año. En nueve meses, cachamas bien alimentadas pueden alcanzar hasta 1 kg o más (Patiño, 1986). Por sus características de alimentación, crecimiento y rusticidad, la cachama está llamada a ocupar un lugar de preferencia en la piscicultura colombiana en los próximos años. Espinosa (1984) trata sobre el cultivo de varias especies de *Colossoma* en América Latina.

En general, el problema con las especies

Figura 21.2 Cultivo de trucha *Oncorhyncus mykiss* en la laguna La Cocha (Colombia)

mencionadas es que no se reproducen en aguas quietas o en cautiverio, por lo que aún debe experimentarse mucho para lograr una reproducción artificial a nivel comercial.

En cuanto a especies foráneas como las tilapias (*Tilapia sp., Oreochromis niloticus*, etc.), han alcanzado un alto nivel de aceptación por su fácil manejo en estanques. Viven en aguas muy eutrofizadas, por lo que para su cultivo no existe el problema de mantener agua de buena calidad. Su alimentación en general es omnívora e igualmente aceptan desperdicios domésticos. En un año pueden alcanzar hasta una libra de peso. No obstante, en general, el cultivo de tilapia da mejores resultados cuando se trabaja con ejemplares sexados, es decir, cultivando solamente machos, ya que su alta capacidad de reproducción interfiere con su desarrollo. Este tipo de acuicultura se practica en Colombia en los últimos años en estanques campesinos, con muy buen resultado.

Se ha extendido la idea de que los embalses podrían ser un medio para realizar prácticas de piscicultura. Esto tendría validez si se perfeccionan prácticas de cultivo en jaulas y en lugares muy seleccionados del embalse, para evitar la eutrofización del mismo.

Pensar en los embalses como medio para cultivar peces solo puede hacerse a nivel deportivo, pues un rendimiento comercial exigiría tales niveles de eutrofización, que haría imposible su uso para fines hidroeléctricos.

Entidades como las corporaciones regionales adscritas al Ministerio del Medio Ambiente de Colombia adelantan actualmente campañas de asistencia técnica para la práctica de la acuicultura en pequeñas granjas campesinas y prestan asistencia técnica especialmente en lo que se refiere a producción de alevinos. Esta es una labor muy importante, ya que el primer problema con que se enfrenta el pequeño acuicultor es con la imposibilidad de reproducción de especies en cautiverio.

La tabla 21.1 presenta un resumen de las especies de peces más promisorias para la piscicultura en Colombia y en el neotrópico en general.

Tabla 21.1 Especies de peces más promisorias para acuicultura en el neotrópico

Nombre común	*Nombre científico*	*Región*
Apiari, oscar	*Astronodus ocellatus*	Brasil
Barbudo negro, guabina	*Rhamdia* spp.	Colombia, Ecuador, Uruguay
Bagre de canal	*Ictalurus punctatus*	México, Costa Rica
Bagre tigre	*Pseudoplatystoma fasciatus*	Colombia
Bocachico	*Prochilodus reticulatus magdalenae*	Colombia
Cachama, morocote, caminata	*Colossoma macropomum*	Perú,Brasil,Colombia, Venezuela
Capaz	*Pimelodus grosskopfii*	Colombia
Carpa común	*Cyprinus Carpio*	Centro y Sur América
Carpa herbívora	*Ctenopharingodon idella*	Centro y Sur América
Carpa plateada	*Hypophthalmichthys molitrix*	Colombia, Ecuador
Dorada	*Brycon moorei*	Colombia
Liza, lebranche	*Mugil liza*	Colombia hasta Uruguay
Liza, tainha	*Mugil curema*	Colombia, Costa Rica
Micuro, mindi amarelo	*Pimelodus clarias*	Colombia, Brasil
Mojarra amarilla	*Petenia kraussii*	Colombia
Mojarra negra	*Petenia umbrifera*	Colombia
Paiche, pirarucú	*Arapaima gigas*	Colombia, Brasil, Perú
Pámpano	*Trachinotus godei*	Venezuela
Sabaleta	*Brycon henni*	Colombia
Sábalo de cola roja	*Brycon erythropterum*	Perú
Sábalo	*Tarpon atlanticus*	Atlántico tropical
Salvelino, trucha de arroyo	*Salvelinus fontinalis*	Centro y Sur América
Tilapia azul	*Oreochromis aureus*	Centro América
Tilapia blanca	*Tilapia rendalli*	Centro y Sur América
Tilapia del Nilo, tilapia lora	*Oreochromis niloticus*	Centro y Sur América
Tilapia negra	*Oreochromis mossambicus*	Centro América, Ecuador
Tilapia	*Oreochromis hornorum*	Centro América

Fuente: modificado de Wedler (1998).

Cultivo de especies de estuario

Los estuarios son ecotonos donde la variación de la salinidad presenta rangos muy amplios entre las épocas de lluvia y sequía. Algunas especies sésiles como la ostra *(Crassostrea rhizophorae)* toleran amplios cambios de salinidad (eurihalinas), por lo que son especies muy promisorias para cultivo. Los estuarios son uno de los ecosistemas más productivos del mundo, por el permanente aporte de nutrientes que reciben tanto del mar como de los ríos. Además, su poca profundidad es

una ventaja, ya que el movimiento del agua remueve constantemente los nutrientes del fondo, poniéndolos a disposición inmediata del fitoplancton. Esto es similar a las selvas tropicales, donde a causa del rápido reciclaje, la mayor parte de los nutrientes se encuentra en la biomasa y no en el ambiente. Sus valores de productividad se calculan en cerca de 2.000 gC m^2 año. Esta cifra es significativa si se compara con las aguas continentales que tienen un promedio de 500 gC m^2 año.

Algunas especies pasan parte de su ciclo vital en el estuario como el camarón de agua dulce *(Macrobrachium* sp.*)*, o de su desarrollo individual, como el camarón de mar *(Penaeus* sp.*)*. De ahí la importancia de mantener abiertas las comunicaciones entre el estuario y el mar, para que dichos ciclos se completen y se mantengan en niveles apropiados de salinidad para su desarrollo.

Los estuarios y las lagunas costeras son los lugares más apropiados para desarrollar acuicultura con ostras y camarones. En México, por ejemplo, se practica el desvío de larvas de camarón para encerrarlas en lagunas naturales o artificiales, y así acelerar su desarrollo libre de depredadores. El futuro ideal será obtener la reproducción artificial de estas especies polihalinas y producir así larvas a nivel comercial, ya que los medios naturales son cada vez más pobres por la sobrepesca y la contaminación.

Cultivo de ostras

La ostricultura ha tenido gran desarrollo en Estados Unidos y Canadá con las especies *Crassostrea virginica* y *C. gigas*. En México se han obtenido buenos resultados con *C. virginica*. En el área del Caribe, los esfuerzos se han concentrado en *C. rhizophorae*, especie que crece en forma natural adherida a las raíces del mangle *(Rhizophora mangle)*.

Los primeros esfuerzos tendientes al establecimiento de la ostricultura en Colombia fueron hechos en la Ciénaga Grande de Santa Marta por Wedler *et al.* (1978). Dichos estudios se complementaron con algunos trabajos sobre biología y taxonomía, para establecer las bases de su cultivo.

La ostra de la Ciénaga Grande de Santa Marta *(C. rhizophorae* Guildin), llamada "ostión del mangle", es una especie caracterizada por tener formas muy variadas. Su proceso de desarrollo está estrechamente ligado a las condiciones ecológicas. La maduración de sus gónadas se efectúa cuando la salinidad sobrepasa las 25 ppm. Es pues, el período óptimo para la recolección de *semillas*, manera de referirse a sus larvas.

El método más simple de cultivo para criar ostras es colocar sustratos de recolección, de tal manera que se fijen grandes cantidades de semillas. La ventaja es que las ostras quedan fijadas hasta la cosecha. Este método es relativamente barato y sencillo, por lo que es usado en muchos países.

Para la recolección de semillas se utilizaron varios sustratos, de los cuales el más satisfactorio fue las láminas de polipropileno. Según las observaciones de Wedler *et al.* (1978):

- La producción de semillas es continua durante todo el año.
- Existen dos períodos de alta fijación en el sustrato, que son los meses de mayo a junio y de septiembre a octubre.
- Cuando aumenta la salinidad, se favorece la maduración y el desove.
- La fijación de las semillas se realiza mejor en zonas oscuras y prefieren sustratos duros, más o menos lisos y no muy flexibles.

Otros sustratos como ramas y trozos de mangle mostraron buena fijación, pero las ostras presentan formas irregulares y la madera se pudre rápidamente. La fijación en llantas viejas es buena, pero se hace muy fuerte, por lo que al desprender las semillas se dañan gran número de ellas. Los collares de valvas de ostras y el esparcimiento de ostras en el fondo resultó ser un buen sustrato, pero es una labor muy dispendiosa.

El *cultivo de fondo* protegido con cercas contra depredadores tiene la ventaja de ser muy económico. Sin embargo, tiene la desventaja de que en zonas donde hay muchas corrientes, estas arrastran sedimentos que cubren las ostras y causa gran mortalidad.

El cultivo en canastas colgantes es el que ha dado mejores resultados en la Ciénaga Grande de Santa Marta. La principal ventaja es la protección de las ostras contra los depredadores, además de alcanzar mayor desarrollo. Las ostras cultivadas en la Ciénaga Grande alcanzaron tallas entre 8,5 y 9,5 cm en un año, lo que se considera un rendimiento muy satisfactorio, comparado con otros países de la región del Caribe.

Es muy importante tener en cuenta los cálculos de mortalidad. La mortalidad de *Crassostrea rhizophorae* en bancos naturales y raíces de mangle, debida en especial a los depredadores (caracoles y cangrejos, principalmente), llega hasta el 40%. En canastas abiertas se reduce al 12% y en canastas cerradas al 2% (Wedler *et al.*, 1978). En la mortalidad también intervienen factores abióticos como cambios extremos de temperatura y salinidad, falta de oxígeno, exceso de sedimentos y contaminación de origen industrial y doméstico.

En resumen, se ha encontrado que el estuario de la Ciénaga Grande de Santa Marta es un lugar adecuado para el desarrollo de un programa de ostricultura en Colombia. Observaciones de campo comprobaron que se pueden obtener tallas comerciales en ocho meses. Quedan problemas por resolver como la selección de los sustratos más adecuados; por ejemplo, las canastas cerradas reducen la mortalidad al 2%, pero es un método más costoso.

Cultivo de camarones

Los camarones pertenecen a la clase Crustacea. Se dividen en camarones de mar (familia Peneidae, género *Penaeus*) y camarones de agua dulce (familia Palaemonidae, género *Macrobrachium*).

Los camarones de mar son ampliamente utilizados en acuicultura. La explotación comercial ha adquirido gran importancia en los últimos años en México *(Penaeus aztecus)*, Brasil *(P. brasiliensis)*, Perú *(P. brevirrostris, P. californiensis* y *P. occidentalis)*, en el Caribe, incluyendo Colombia *(P. duorarum nat* y *P. schmitti)* y Ecuador.

Los camarones resisten amplios rangos de salinidad; por ello, en sus migraciones entran hasta los estuarios y lagunas costeras. Se alimentan de pequeñas partículas y de plancton.

En su fase larval pasan por cinco estados de nauplios y no toman alimento. Pasan luego a la fase de protozoea, en la cual se alimentan de fitoplancton y microorganismos. Luego pasan por las etapas de misis y poslarva, alimentándose de zooplancton. Durante la segunda fase de poslarva, el camarón sale de la vida planctónica, pasa al estado bentónico y migra a los estuarios, donde transcurre su estado juvenil, alimentándose de bentos, detritos y formas planctónicas. Por último, en su etapa de preadulto, migra de nuevo al mar donde alcanza su estado adulto.

Para el cultivo se obtienen las semillas mediante pesca de poslarva y pesca de hembras ovadas. La pesca de semillas (poslarvas) se realiza con mallas finas durante la etapa de migración a los estuarios. La captura de las hembras maduras se hace en el mar; luego se transportan al laboratorio, donde se colocan en recipientes con mucho oxígeno y poca luz para que desoven.

El cultivo de larvas se realiza en laboratorio en agua marina. Durante el estado de nauplios no se alimentan, ya que aún aprovechan el vitelo. Cuando llegan al estado de protozoea se alimentan de fitoplancton, también producido en el laboratorio. La alimentación va cambiando luego a zooplancton (por ejemplo, *Artemia salina*), adicionando poco a poco alimento preparado con base en huevo cocido y trocóforas de ostra.

Las larvas se trasladan luego a estanques de precriadero, donde engordan rápidamente, alimentándose de zooplancton y alimentos preparados.

Para su desarrollo definitivo, los camarones se cultivan luego en estanques, con densidades que varían desde 100 individuos m^2, cuando están pequeños, hasta 20 individuos m^2, cuando están próximos a obtener

su talla comercial. Aquí se pueden alcanzar rendimientos que fluctúan entre 500 y 6.000 kg ha, dependiendo de la alimentación y de las condiciones ambientales. El tiempo de engorde varía entre 3 y 6 meses, según las condiciones de cultivo. Un camarón adulto de excelente calidad puede pesar hasta 45 g.

Entre los camarones de agua dulce, el más utilizado para cultivos en América tropical es *Macrobrachium rosembergi,* una especie de camarón gigante de origen asiático.

En el neotrópico existen algunas especies nativas de *Macrobrachium,* pero por el desconocimiento de sus ciclos de vida y cuidados de cultivo, aún no se emplean en acuicultura. Entre estas especies neotropicales se encuentran: *M. acanthurus, M. amazonicum, M. americanum, M. carcinus* y *M. tenellum.*

Los camarones de agua dulce viven tanto en grandes ríos como en quebradas pequeñas y toleran concentraciones salinas leves. Se alimentan de frutos, bentos, peces pequeños, caracoles, tallos tiernos, partículas orgánicas y aun aceptan concentrados.

Una ventaja de los camarones de agua dulce es que sus hembras son muy prolíficas, cargando entre cuatro mil y ocho mil huevos. Ellas migran río abajo hasta encontrar un estuario para desovar.

Las larvas se alimentan principalmente de zooplancton y, cuando llegan al estado de poslarva, nadan río arriba donde alcanzan su madurez sexual. La fase larval dura aproximadamente cuatro semanas.

La reproducción de *Macrobrachium* se obtiene mediante reproductores que se mantienen en estanques. Cuando llega el momento de desove, se separan las hembras y se colocan en un recipiente donde se va aumentando poco a poco la salinidad. Las larvas deben separarse para que las hembras no se las coman. De inmediato se debe iniciar su alimentación basada en zooplancton (principalmente *Artemia*) y alimentos preparados con base en huevo, carne de pescado y vitaminas. El proceso de maduración hasta poslarva dura aproximadamente 30 días, con una temperatura óptima entre 25 y 30 °C. Al final del proceso, la salinidad debe disminuirse de nuevo hasta las condiciones de agua dulce.

La aireación de los estanques es muy importante, ya que no solo oxigena el medio, sino que también remueve el alimento y lo mantiene disponible para las larvas.

La maduración sexual de las poslarvas toma cerca de tres semanas, por lo que deben alimentarse muy bien, para asegurar unos camarones grandes y fuertes. El tamaño comercial se obtiene en unos cuatro o seis meses, dependiendo de las condiciones ambientales y alimenticias.

Es muy importante proteger de las libélulas (odonatos) los estanques de engorde, ya que son grandes depredadoras.

En la actualidad se desarrolla ampliamente el cultivo de especies semiacuáticas, como una presión para el mercado de otras especies de importancia alimenticia e industrial. Entre estos cultivos están: la ranicultura, el cultivo de cocodrilos y babillas, y el cultivo de tortugas.

Obras citadas

Ackerman, W. C., G. F. White y E. B. Worthington (eds.), 1973, *Man-made lakes: their problems and environmental effects,* Washington D. C., American Geophysical Union.

Agassiz, L., 1850, *Lake Superior its physical character: vegetations y animals compared with those of other y similar regions,* Boston, Gould, Kendal and Lincoln.

Almeida R. A., 1972, *Informe sobre el establecimiento de un programa de investigación hidrobiológica en el río Bogotá, afluentes y embalses del área de la C.A.R.,* Bogotá, Corporación Autónoma Regional.

Alonso, M., 1998, "Las lagunas de la España peninsular", *Limnética,* 15: 1-176.

Alvarado, O. y L. Pinilla, 1977, *Distribución estacional, constitución y abundancia relativa del zooplancton en el lago de La Tota (Boyacá), durante el período comprendido desde septiembre de 1974 a agosto de 1975,* Tesis de grado, Bogotá, Fundación Universitaria Jorge Tadeo Lozano.

Álvarez. L. F. y G. Roldán, 1983, "Estudio del orden Hemiptera (Heteroptera) en el departamento de Antioquia a diferentes pisos altitudinales". *Actual. Biol.,* 12 (44): 31-45.

Álvarez. E. *et al.*, 1986 "Aspectos ecológicos del embalse Hurí", *Interciencia,* 11(6): 325-333.

American Public Health Association, American Water Works Association & Water Pollution Control Federation (APHA, AWWA & WPCF), 1995, *Standard methods for the examination of water and wastewater,* 19.ª ed., Port City Press, Baltimore.

Applied Biochemists Inc., 1983, *How to identify and control water weeds and Algae,* Wisconsin, Mequon.

Arango, M. C. y G. Roldán, 1983, "Odonatos inmaduros del departamento de Antioquia a diferentes pisos altitudinales", *Actual. Biol.,* 12(46): 91-105.

Aranguren, N. J., 1998, *Estudio de los copépodos plactónicos (Crustacea) de la Ciénaga de Guarinocito, Magdalena Medio,* Tesis de maestría, Bogotá, Universidad de los Andes.

Arboleda, J. y J. J. Ramírez, 2002, "Efecto de la presencia de macrófitas en la variación diaria de la biomasa, la producción primaria y la eficiencia fotosintética de la comunidd fitoplanctónica de la laguna Francisco José de Caldas", *Actual. Biol.,* 7(24): 49-58.

Arévalo, C., 1929, *La vida en las aguas dulces,* Barcelona, Labor.

Arias, P., 1975, *Contribución al conocimiento limnológico de la Ciénaga de Guarinocito y su relación con el río Magdalena,* Tesis de grado, Bogotá, Fundación Universitaria Jorge Tadeo Lozano.

_____, 1977, *Evaluación limnológica de las planicies inundables de la cuenca norte del río Magdalena,* Proyecto para el desarrollo de la pesca continental, Bogotá, Inderena-FAO.

_____, 1985, "Las ciénagas en Colombia", *Divulgación Pesquera Inderena,* XXII (2, 3, 4): 39-70.

Arias, M. y F. Londoño, 1984, "Proyecto de aprovechamiento múltiple de Ríogrande", *Rev. Empresas Públicas de Medellín,* 6(1-2): 8-173.

Aristizábal, G. H., 2000, *Los hemípteros de la película superficial del agua en Colombia,* Parte 1, Familia Gerridae, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, N.° 10.

Armitage, P. D. y G. E. Petts, 1992, "Biotic store

and prediction to assess the effects of water abstractions on river macroinvertebrates for conservation purposesw", *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.*, 2: 1-17.

Arumagan, P. T. y J. J. Furtado, 1980, "Physicochemistry, destratification and nutrient budget of a lowland eutrophicated Malasyan reservoir and its limnological implications", *Hydrobiologia*, 70: 11-24.

Aselmann, I. y R. J. Crutzen, 1989, "Global distribution of natural freshwater wetlands and rice paddies, their net primary productivity, seasonality and possible methane emissions", *J. Atmos. Chem.*, 8: 307-358.

Asprilla, S., J. J. Ramírez, y G. Roldán, 1998, "Estudio limnológico de la Ciénaga de Jotaudó, Chocó", *Actual. Biol.*, 20 (69): 87-107.

Aufsess, O., 1905, *Die physikalischen Eigenschaften der Seen*, Braunschweig, Die Wissenschaft.

Ávila, G., 1973, "Variación y frecuencia de algunas especies de rotíferos provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia)", *Mitt. Int. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, 7: 15-29.

Ayala, A. y F. B. Phieger (ed.), 1969, *Lagunas costeras, un simposio.* México, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.

Baldi, E., 1949, "La situation actuelle de la recherche limnologique aprés le congrès de Zürich. Schweis", *Z. Hydrol.*, 11: 637-649.

Banco de Occidente, 1987, *Frontera superior de Colombia*, Bogotá, O.P. Gráficas Ltda. Editoláser.

Barbosa, F. A. y J. G. Tundisi, 1980, "Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at Eastern Brazil", *Arch. Hydrobiol.*, 90:139-161.

Barbosa, F. A. y J. Padisák, 2002, "The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance", *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 28: 1.385-1.395.

Barlow, G. W., J. R. Maylis y U. Roberts, 1976, "Chemical analysis of some crater lakes in relation to adjacent lake Nicaragua", en: *Investigations of de ichthyofauna of nicaraguan lakes*, T. B. Rthorson, ed., *Publ. Univ. Nebraska*, Lincoln, pp. 17-20.

Barón, M. M. y R. A. Gavilán, 2004, "Zooplancton de un lago de alta montaña neotropical (Aguas claras, Santander, Colombia)", *Resúmenes del VI Seminario colombiano de Limnología y I Reunión Internacional sobre embalses tropicales*, Montería, Colombia.

Bates, R. P. y J. F. Hentges Jr., 1976, "Aquatic weeds-erradicate or cultivate", *Econ. Bot.*, 30: 39-50.

Bazilevich, N. I., L. Y. Rodin y N. N. Rozov, 1971, "Geographical aspects of biological productivity", *Soviet Geography: Review and Translation*, May: 293-317

Beach Erosion Board, 1972, "Waves in inland reservoirs", Washington, D. C., Technical Memoir 132, Beach Erosion Corps of Engineers, pp. 27-30. en: L. Hakanson, 1981, *A manual on lake morphometry*, Berlín, Springer Verlag.

Beadle, L. C., 1974*a*, *The Inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*, Nueva York, Longman Inc.

_____, 1974*b*, "Water circulation and stratification in tropical lakes", en: *The Inland waters of tropical Africa. An introduction to tropical limnology*, Nueva York, Longman Inc.

Beck, W. M., 1955, "Suggested method for reporting biotic data", *Sew. Ind. Wastes*, 27: 1.193-1.797.

Bedoya, I. y G. Roldán, 1984, "Estudio de los dípteros acuáticos (Diptera) en diferentes pisos altitudinales en el departamento de Antioquia", *Rev. Asoc. Col. Cien. Biol.*, 2(2): 113-134.

Beltrán, I., 1978, *Aporte al estudio biológico-pesquero del embalse Troneras (Antioquia) y alternativas para su manejo*, Medellín, Inderena-Regional Antioquia.

Beltrán, C. E. e I. Beltrán, 1978, *Selectividad de trasmallos, como alternativa de manejo en reservorios de piscicultura extensiva (embalses) en la extracción de especies de sabaleta Brycon henni, carpa Cyprinus y tilapia Tillapia mossambica*, Medellín, Inderena-Regional Antioquia.

Bernier, I., 1981, "Contaminación en el embalse del Muña", *Revista La Tadeo*, Universidad Jorge Tadeo Lozano, (2): 23-25.

Bevercombe, A. M., *et al.*, 1973*a*, "Studies of the invertebrate fauna of a wet slack in a sand dune system", *Arch. Hydrobiol.*, 71: 473-487.

_____ *et al.*, 1973*b*, "Studies of the invertebrate fauna of a wetblack in a sand dune system", *Arch. Hydrobiol.*, 71: 487-493.

Bicudo, D. C., 1990, "Considerações sobre metodologias de contagem de algas do perifiton", *Acta Limnol. Bras.*, 2: 459-475.

Bicudo, C. E. M., 1990, "Metodologia para o estudo qualitativo das algas do perifiton", *Acta. Limnol. Bras.*, 2: 477-491.

Bicudo, C. E. M., y R.M.T. Bicudo, 1970, *Algas*

continentais Brasileiras, São Paulo, Fundacão Brasileira para o Desemvolvimento do Ensino de Ciencias.

Biosíntesis, 1998, "Hacia la conservación de los humedales de Colombia", *Bases científicas y técnicas para una política nacional de humedales*, Boletín N.º 9.

Birge, E. A., 1885, "Cladocera",. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, 5: 244-246.

_____,1897, "The vertical distribution of the limnetic crustacea of lake Mendota", *Biol. Zentrallb.*, 17: 371-374.

_____, y C. Juday, 1911, "The inland lakes of Wisonsin. The dissolved gases and their biological significance", *Bull. Wis. Geol. Nat. Hist. Surv.*, 22.

_____, 1934, "Particulate and dissolved organic matter in inland lakes", *Ecol. Monogr.*, 4: 440-474.

Björk, S. y C. Gelin, 1980, *Limnological funtion and management of the El Peñol reservoir*, Institute of Limnology, Universidad de Lund, Suecia.

Blanco, L. y L. Sánchez, 1984, "Contribución al estudio taxonómico de las diatomeas del Orinoco medio, bajo Caronú y algunas lagunas de inundación (Venezuela)", *Soc. Cien. Nat. La Salle.*, XLIV (121): 35-94.

Bohr, C., 1899, "Definition und Methode zur Bestimmung der Invasions und Evasionscoefficienten bei der Aufflösung fung Gasen in Flüssigkeiten. Werthe der Genannter Constanten Sowie der Absorption scoefficienten der Kohlensäure bei Auflösun in Wasser und in Chlornatium-lösungen", *Ann. Phis., Lpz.*, 304 (NF 68): 500-525.

Bold, H. C. y M. J. Wynne, 1985, *Introduction to the algae*. 2.ª ed., Londres, Prentice-Hall International, Inc.

Bourrelly, P., 1971, *Les algues d'eau douce*. VIII. *Les algues blues et rouges*, París, Editions Boubée.

Bowen, S. H., 1979, "Determinants of the chemical composition of periphytic detrital aggregate in a tropical lake (lake Venezuela)", *Arch. Hydrobiol. Oceanogr.*, 23: 767-776.

Bowling, L. C., 1990, "Heat contents, thermal stabilities and birgean wind work in distrophic tasmanian lakes and reservoirs", *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41: 429-441.

Branco, S. M., 1971, *Hidrobiología aplicada a engenharia sanitaria*, São Paulo, Cetesb.

_____, 1972, *Poluição*, Río de Janeiro, Ao Livro Técnico.

_____, 1984, *Limnología sanitaria, estudio de la polución de aguas continentales*, OEA, Washington, D.C., Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.

Branco, S. M. y A. Rocha., 1977, *Poluição, proteção e usos múltiplos de represas*, São Paulo, Edgard Blücher.

Brandorf, G. O., W. Koste y N. N. Smirnov, 1982, "The composition and structure of rotiferan and crustacean of lower Nhamudá, Amazonas, Brazil", *Stud. Neotrop. Fauna Envin.*, 17: 69-121.

Bravo, J. B. y N. J. Windevoxhel, 1997, *Manual para la identificación y clasificación de humedales en Costa Rica*, UICN/HORMA: MINAE: Embajada Real de los Países Bajos.

Brehm, V., 1956, "Cladocera aus Venezuela", en: F. Gessner y V. Vareschi, eds., *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition*, 1952, Berlín, Band I, VEB: 217-232.

Bronsted, J. N. y C. Wessemberg-Lund, 1911, "Chemische-physikalische Untersuchungen der dänischen Gewässer nebst Bemerkungen über ihre Bedeutung für unsere Aufassung der Temporalvariationen", *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 4: 251-290, 437-492.

Bruton, M. N., 1985, The effects of suspensoids on fish", *Hydrobiologia*, 125: 21-241.

Buckingham, G. R., D. Boucias y R. F. Theriot, 1983, "Reintroduction of the aligator-weed flea beetle (*Agasicles hygrophila*. Selman and Vogt) into de United States from Argentina", *Jour. Aquat. Mgt.*, 21: 101-102.

Builes, J. y A. Urán, 1974, "Estudio del ciclo sexual de la sabaleta *Brycon henni* Eigenmann. Su comportamiento y fecundación artificial", *Actual. Biol.*, 3(7): 1-12.

Buitrago, L. F., 1998, Dinámica poblacional de *Arctodiaptomus dorsalis* en un ecosistema tropical raso Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia, Disertación de maestría, Universidad de Antioquia.

Bunker, G., 1931, *Informe sobre el aprovechamiento del río Medellín para abastecimiento de agua de la ciudad*, Medellín, Empresas Públicas de Medellín.

Cabrera, W., 1970, "La Cocha, un lago andino en el sur de Colombia", *Sociedad Geográfica de Colombia*, 27(101): 37-52.

Caicedo, P. E. y D. G. García, 1971, *Evaluación del grado de contaminación del río Bogotá*, Bogotá, 1er Foro Nacional sobre el Medio Ambiente.

Caicedo, O. y J. Palacio, 1998, "Los macroinvertebrados bénticos y la contaminación orgánica en la quebrada la Mosca, Guarne,

Antioquia, Colombia", *Actual. Biol.*, 20(69): 61-73.

Calijuri M. N. C., 1988, *Respostas fisioecológicas da comunidade fitoplanctônica e fatores ecológicos em ecossistemas com diferentes estágios de eutrofização*, Tesis de grado, PPG-Hidráulica e saneamento, SHS, EESC-Universidad de São Paulo.

_____, y J. G. Tundisi, 1990, "Limnologia comparada das represas do Lobo (Broa e Barra Bonita, estado de São Paulo: mecanismos de funcionamiento e bases para o gerenciamento", *Rev. Brasil. Biol.*, 50: 893-913.

Campos, M. R., 2005, *Freshwater Crabs from Colombia*, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras N.º 24.

Cárdenas, G., 1977, *Estudios de la macrofauna bentónica en los embalses de Neusa, Sisga, Tominé y Muña*, Tesis de grado, Universidad de los Andes.

Carlson, R. E., 1977, "A trophic state index for lakes", *Limnol. Oceanogr.*, 22: 361-369.

Carmouze, J. P., 1994, *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos. Fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*, Editora Edgard Blücher Ltda/Fapesp., São Paulo.

Caspers, H., 1967, "Estuaries: analysis of definitions and biological considerations", en: *Estuaries*, Georg. H. Lauff (ed.), W. K. Kellog Biological Station, Michigan State University, Publ. N.º 83, *Am. Soc. for Adv. of Sciences*, Washington, D. C.

Castro, L. y S. Gorzula, 1986, "The interrelations of the Caroni river basin ecosystems and hydroelectric power projects", *Interciencia*, 11(6): 272-277.

Center, T. D., 1982, "The water hyacinth weevils", *Aquat.*, 4: 8, 16-19.

Church, M., 1982, "Channel bars in gravel-bed rivers", en: R. D. Hey, J. C. Bathurs, C. R. Thorne, eds., *Gravel bed rivers*, pp. 291-336. Chichester, Inglaterra, John Wiley & Sons.

Chye Ho, Sinn, 1979, *Structure, species diversity and primary production of Epiphytic Algal Communities in the Schohsec (Holstein), West Germany*, Tesis de doctorado, Universität Kiel.

Clapham, W. B., 1973, *Natural Ecosystems*, Nueva York, The MacMillan Company.

Clarke, F. W., 1924, "The composition of River and Lake waters of the United States", *U.S. Geol. Survey Profess.*, n.º 135.

Coker, R. E., 1911, "Lake Titicaca, the most remarkable lake in the world", *Intern. Revue. ges. Hydrob.*, 4.

Cole, G. A., 1983, *Textbook of limnology*, 3.ª ed., Saint Louis, The C.V. Mosby Company.

Connel, J., 1978, "Diversity in tropical rain forests and coral reefs", *Science*, 199: 1.304-1.310.

Correa, M., T. Machado y G. RoIdán, 1981, "Taxonomía y ecología del orden Trichoptera en el departamento de Antioquia en diferentes pisos altitudinales", *Actual. Biol.*, 10(36): 35-48.

Cosel, R. von., 1973, "Lista preliminar de los moluscos de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia)", *Mitt. Inst Colombo-Alemán. Invest. Cient.*, 7:47-56.

_____, 1978, *Die Mollusken der Ciénaga Grade de Santa Marta (Kolumbien) und ihre Lebensgemeinschaften in wechsel der Jahreszeiten, Guisen*, Disertación Dr. *rer. nat.* Universität Giessen.

_____, 1986, "Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Costa del Caribe de Colombia)", *An. Inst. Inv. Mar. de Punta de Betín*, 16: 79-370.

Cowardin, L. *et al.*, 1979, *Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States*. U. S. Fish and Wildlife Service, Department of the Interior, 131 p.

Cowgill, U. M. *et al.*, 1966, "The history of laguna de Petenxil, a small lake in northern Nicaragua", *Mem. Connecticut Acad. Arts Sci.*, 18: 126 p.

Cruz, O., 1893, *A vehiculação microbiana pelas aguas*, tesis de doctorado, Río de Janeiro, FMRJ.

Corporación del Valle del Cauca, 1988, *Informe sobre datos fisicoquímicos de algunos embalses de la CVC*, datos sin publicar, Cali.

Dahl, F., 1894, "Die copepoden fauna des Unteren Amazonas", *Ber Naturforsch. ges. Freiburg*, 8: 10-23.

Dahl, G., 1963, *"El bocachico": Contribución al estudio de su biología y su ambiente*, CVM, Cali, Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas.

_____, 1971, *Los peces del norte de Colombia*, Bogotá, Inderena.

_____, y F. Medem, 1964, *Informe sobre la fauna acuática del Sinú*, Cali, Departamento de Investigaciones Ictiológicas y Faunísticas.

Day, J. A. y B. R. Davies, 1986, "The Amazon river system", en: B. R. Davies, y K. F. Walker (eds.), *The ecology of river systems*, Boston, Dr. W. Junk Publishers.

Day, J. W. Jr. y A. Yánez-Arancibia, 1982, "Coastal lagoons and estuaries ecosystems approach", *Ciencia Interamericana (Mar. Sci.)*, Washington, D. C. OEA, 22(1-2): 11-26.

De Gaviria, E., 1993, "Claves para las especies colombianas de las familias Naidae y Tubificidae (Oligochaeta, Annelida)", *Caldasia*, 17(2): 237-248.

De la Rosa, C. y N. Barbee, 1994, *Guia de los organismos comunes de las aguas dulces de Costa Rica*, Upala, Alhajuela, Costa Rica.

De Saussure, H. B., 1779, *Voyages dans les Alpes. précédés d'un essai sur L'historie naturelle des environs de Genève*, Neuchâtel, S. Fauche.

Deevey, E. S., 1957, "Limnological studies in Middle America, with a chapter on Aztec limnology", *Trans. Conneticut. Acad. Arts. Sci.*, 39: 213-328.

Dendy, F. E., W. A. Champion y R. B. Wilson, 1973, "Resevoir sedimentation in the United States", en: Ackermann *et al.*, *Man made lakes: their problems and environmental effects*, Washington, D. C., Am. Geograph. Union.

Denmark, K. y A. E. Garget, 1983, "Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean", *Limnol. Oceanogr.*, 28: 801-815.

Devol, A. H., *et al.*, 1994, "Environmental methane in the Amazon river floodplain", en: Mitsch, W. J. (ed.), *The nonpoint source pollution control function of natural and constructed riparian wetlands*.

Díaz de A. R., *et al.*, 1985, *Control de crecimiento de plantas acuáticas en el embalse La Fe*, Empresas Públicas de Medellín, Universidad Nacional.

Dickman, M., 1969, "Some effects of lake renewal on phytoplankton productivity and species composition", *Limnol. Oceanogr.*, 14: 660-666.

Donato, J. C., L. E. González y C. L. Rodríguez, 1996, *Ecología de dos sistemas acuáticos del páramo*, Bogotá, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras N.º 9.

Donato-Rondón, J. C., 1991, "Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión", *Cuad. Divulg.*, 4: 1-8.

Donato, J. C., 2001, *Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica (Colombia)*, Bogotá, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras N.º 19.

Ducharmé, A., 1975*a*, *Estudio fisicoquímico y biológico del lago de La Tota*, Bogotá, Revisión bibliográfica de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

Ducharmé, A., 1975*b*, "Informe técnico de biología pesquera (limnología)", Publicación n.º 4, Bogotá, Proyecto Inderena-FAO.

Duque, S., 2000, "Microalgas acuáticas de la amazonía colombiana". *Biota colombiana*, 1(2): 208-216.

_____ y M. Núñez, 1997, "Ficoflora de algunos ambientes acuáticos de la Amazonía colombiana", *Caldasia*, 19(1-2): 279-284.

Dussart, B., 1966, *Limnologie. L'étude des eaux continentales*, París, Gauthier-Villars.

_____, 1984, "Some Crustacea Copepoda from Venezuela", *Hydrobiologia*, 113: 25-67.

Edmonson, W. T. (ed.), 1959, *Freshw. Biol.*, Nueva York, John Wiley and Sons.

_____, 1980, "Secchi disk and chlorophyll", *Limnol. Oceanogr.*, 3: 40-50.

Edmunds, G. F. Jr., 1972, "Biogeography and evolution of Ephemeroptera", *Ann. Rev. Ent.*, 17: 2.142.

Egler, W. A. y H. O. Schwassmann, 1964, "Limnological studies in the Amazon estuary", *Verh. Internat. Vesein. Limnol.*, XV: 1.059-1.066.

Ekman, S., 1915, "Die Boden fauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht", *Int. Rev.*, 7(2) 1913-1914. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnen gewässer I-V.

Elster, H. J., 1974, "History of limnology", *Verh intern. Verein. Limnol.*, 20: 7-30.

Emery, K. O., 1967, "Estuaries and Lagoons in relation to continental Shelves", en: *Estuaries*, H. George (ed.), W. K. Kellog Biological Station, Michigan State University, Publicación n.º 83, Washington D. C., Am. Assoc. Adv. Sci.

Empresas Públicas de Medellín, 1983, [mapa] Embalse de El Peñol, Medellín, Empresas Públicas de Medellín.

Escobar, J. G., 1981, "Métodos y posibilidades para el cultivo de la ostra de mangle en el Golfo de Urabá", *Rev. Corpourabá*, n.º 2.

Espinosa, M. M., 1984, *El cultivo de las especies del género Colossoma en América Latina*, Santiago de Chile, FAO, (Documento RLAC/84/41-PES-5).

Esteves, F. A., 1979, "Die bedeutung der aquatischen makrophyten für den Stoffhaushalt des Schöhsees. II. Die organischen Hauptbestandteile und Energiegehalt der aquatischen Makrophyten", *Arch. Hydrobiol.* (suppl.), 57: 144-187.

_____, 1981, "Biomas and analysis of the major inorganic componentes of *Eichhornia*

crassipes (Mart.)", Solms in six reservoirs of São Paulo State (Brazil), *Cienc. Cult.*, 9: 1.196-1.200.

_____, 1988, "Aplicação de tipologia de lagos temperados a lagos tropicais", *Acta. Limnol. Bras.*, 2.

_____, 1998, *Fundamentos de limnología*, 2.ª ed. Rio de Janeiro, Editora Interciencia Ltda.

_____ y A. M. F. Camargo, 1982*a*, Caracterização do sedimento de 17 represas do estado de São Paulo con base no teor de feopigmentos. Carbono e nitrogenio organico", *Cienc. Cult.*, 5: 669-674.

_____, 1982*b*, "A ciencia Limnología: aspectos históricos e estrategias de pesquisa", *Spectrum. J. Bras.*, 2:11-13.

Esteves, F. A., y R. Barbieri, 1983, "Dry weight and chemical changes during descomposition of tropical macrophytes in Lobo Reservoir. São Paulo, Brazil", *Aquat. Bot.*, 16: 185-186.

Esteves, F. A., H. I. Ishii y A. F. M. Camargo, 1984, "Pesquisas limnológicas em 14 lagoas do litoral do Estado do Rio de Janeiro", en: L. D. Lacerda, D. S. O., Araújo, R. Cerqueira, Simposio sobre as Restingas Brasileiras. Origem, estructura, procesos, Niteroi, Rio de Janeiro, Universidade Federal Fluminense, pp. 443-454.

Esteves, F. A., *et al.*, 1981, "Estudio preliminar sobre metais en sedimentos de represas do Estado São Paulo", en: Seminario Regional de Ecología, São Carlos, Anais, pp. 323-345.

_____, 1985, "Caractezação limnológica preliminar da represa de Fres Marías (MG) com base em alguns parametros ambientais básicos", *Cienc. Cult.*, 37: 608-617.

_____ y F. A. Rodríguez, 1986, "Eutrofização: a Doença dos lagos", *Ciencia Hoje*, 5(27): 57-61.

Estrada, A. L., 1995, *Disposición vertical y horizontal del rotífero* Brachionus plicatilis *(Müller 1786) en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia*, Tesis de grado, Universidad de Antioquia, Departamento de Biología.

_____, 1999, *Variação espacial e temporal da comunidade zooplanctônica do reservatório La Fe, Antioquia, Colombia*, Tesis de maestría, Universidad de São Paulo.

Ezcurra de Drago, I., 1977, "Porifera", en: H. S. Hurlbert, *Biota Acuática de Sudamérica Austral*, San Diego, San Diego State University.

Fels, E. y R. Keller, 1973, "World register on manmade lakes", en: W. Ackermann *et al.*, eds., *Manmade lakes: their problems and environmental effects*,. Washington D. C., American Geophysicasl Union.

Findenegg, I., 1935, "Limnologische Untersuchungen im Kärntner Seengebiete. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhasshaltes in Alpenseen", *Int. Rev. ges. Hidrobiol.*, 32: 369-423.

Fittkau, E. J., 1964, "Remarks on limnology of Central Amazon rain forest streams. *Verh*", E. J. Fittkau,1967, On the ecology of Amazonian rain-forest streams, en: Simposio sobre la biota amazónica, 3: 97-108.

_____, 1971, "Okologische gliederung das Amazonas Gebietes auf geochemister. Grund-lage", *Minister. Forsch. Geol. Palaönt.*, *H.* 20/21: 35-50.

_____, 1977, "Kinal and Kinon, habitat and coenosis of the surface drift as seen in Amazonian running waters". *Geo. Eco. Trop.*, 1(1): 9-20.

Fittkau., E. J. *et al.*, 1975, "Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water Bodies", en: F. B. Golley, y E. Medina (eds.), *Tropical Ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*, Nueva York, Springer-Verlag.

Flint, O. S., 1967, "Studies of Neotropical Caddisflies, IV: New species from México and Central América", *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 123(3.608): 1-24.

_____, 1978, "Studies of Neotropical Caddisflies, XXII: Hydropsychidae of the Amazon Basin (Trichoptera)", *Amazoniana*, 6: 373-421.

_____, 1991, *Studies of Neotropical Caddis-flies, XLV: Taxonomy, Phenology, and Faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia*, Washington, D.C., Smithsonian Institution Press.

Flórez, A., 1990, *Remoción de contaminantes de aguas residuales macrofitas acuáticas*. Tesis de grado, Medellín, Universidad de Antioquia.

Flórez, F., 1978, *Contribución al estudio ecológico de la laguna de La Tota*, Bogotá, Revisión bibliográfica, Universidad Nacional, Fonade-Colciencias.

Foerster, J. W. y H. E. Schlichting, 1965, "Phycoperiphyton in an oligotrophic lake", *Trans. Am. Microsc. Soc.*, 84: 485-502.

Forbes, S. A., 1887, "The lake as a microcosm", *Bull. Sci. Ass.*, pp. 77-87.

Forel, F. A., 1892, *Le Léman: monographie limnologique*. Lausanne, F. Rauge, v. 1.

_____, 1895, *Le Léman: monographie limnologique*. Lausanne, F. Rauge, v. 2.

_____, 1901, *Handbuch der Seenkunde Allgemeine Limnologie*, Stuttgart J, Engelhorn.

Forel, F. A. 1904, *Le Léman: monographie limnologique*, Lausanne, F. Rauge, v. 3

Förstner, U. y G. Müller, 1974, *Schwermetallen in Flussen und Seen*, Berlin, Springer Verlag.

Frenguelli, J., 1940, Diatomeas del lago Titicaca, *Bol. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, 290: 313-323.

Fritsch, F. E., 1931, "Sorne aspects of the Ecology of Freshwater Algae with Special Reference to Static Waters", *J. Ecol.*, 19: 231-272.

Furch, K., W. Junk y H. Klinge, 1982, "Unusual chemistry of a natural waters from the Amazon Region", *Acta. Cient. Venez.*, 33: 269-273.

Gaarder. T. y H. H. Gran, 1927, "Investigation on the production of plankton in the Oslo-Fjord Rapp", *Proc. Verb. Cons. Int. Expl. Mer.*, 42.

Galán, R., 1966, *Investigación sobre el tratamiento biológico de las aguas negras de la ciudad de Bogotá*, Bogotá, Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

Galeano, L., 1987, *Estudio Hidrobiológico del río Bogotá*, Bogotá, Empresas de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, Laboratorio de Aguas Negras.

Gallo, L. J., 2001, *Dinámica de la comunidad zooplanctónica (excepto Protozoa) en la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia*, tesis de grado, Medellín, Universidad de Antioquia.

Gamboa, F. O., J. Mayorca, y M. Gómez, 2003, "Películas microbianas. Un mundo microscópico lleno de secretos", *Innovación y Ciencia*, 21: 50-55.

Gannon, J. E. y R. S. Stemberger, 1978, "Zooplankton (specially Crustaceans and Rotifers) as indicator of water quality", *Trans. Amerc. Micros. Soc.*, 97: 16-45.

Gaviria, S., 1983, *Evaluación limnológica inicial del embalse de Chuza en el Páramo de Chingaza*, Bogotá, Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

Gaviria, S., 1988, *Calanoida und Cyclopoida (Crustacea, Copepoda) der Cordillera Oriental der kolumbianischen Anden, mir besonderer Berücksichtigung ihrer Taxonomie, Ökologie und geographische Verbreitung*. tesis de doctorado, Universidad de Viena.

_____, 1989, "The calanoid fauna (Crustaceaa, Copepoda) of the cordillera Oriental of the colombian Andes", *Hydrobiologia*, 178: 113-134.

_____, 1993*a*, "Crustacean plankton of a high-altitude tropical lake Laguna de Chingaza, Colombia", *Int. Verh. Verein Limn.*, 25: 906-911.

Gaviria, S., 1993*b*, "Aspectos limnológicos de las lagunas de Chingaza" pp. 189-206, en: G. I. Andrade (ed.), *Selva nublada y páramo*, Bogotá, Fundación Natura.

_____, 1994, "Copépodos de vida libre (Arthropoda, Crustacea) de las aguas continentale de Colombia", *Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat.*, 19(73): 361-385.

Gaviria, S., y G. Rodríguez, 1983*a*, *Embalses y lagunas estudiados por el Laboratorio Central de las Empresas de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá*, Bogotá. Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.

Gaviria, S., y G. Rodríguez, 1983*b*, "Estudio de la calidad del agua del río Bogotá aguas arriba de Tibitó", *Rev. Acodal*, XXVI (110-111): 37-61.

Gessner, F., 1955, "Die Limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela", *Verh. int. Verein. heor. angew. Limnol.*, 12: 284-295.

_____, y V. Vareschi (eds.), 1956, *Ergebnisse der Deutschen Limnologischen Venezuela Expedition 1952*, I, VEB Deutsche Verl. Wiss.

Gilson, H., 1964, "Lake Titicaca", *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 15: 112-127.

Godward, M. B., 1934, "An investigation of the causal distribution of algal epiphytes", *Beith. Bot. Zbl.*, 52: 506-539, en: F. E. Round, 1981, *The ecology of algae*, Cambridge University Press, Londres.

Gómez, M. y L. E. Velásquez, 1999, "Estudio de los moluscos de agua dulce de la reserva ecológica Cerro de San Miguel, Caldas, Antioquia, Colombia". *Actual. Biol.*, 21 (71): 151-161.

Gómez, M. I., S. Barbosa dos Santos y G. Roldán, 2004, "Ancylidae from department of Antioquia-Colombia, with new records. Pulmonata, Basommatophora", *Caldasia*, 26(2): 439-444.

González de, I. A., 1988, *El plancton de las aguas continentales*, Washington D. C., Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.

González, E. J. *et al.*, 2003, "Fitoplancton de cinco embalses de Venezuela con diferentes estados tróficos", *Limnetica*, 22(1-2): 15-35.

_____, 2004, "Physical and chemical features of a tropical hypertrophic reservoir permanently stratified", *Hidrobiol.*, 522: 301-310.

Gordon, N. D., T. A. McMahon y B. L. Finlayson, 1994, *Stream hydrology an introducción for ecologists*, Nueva York, John Wiley & Sons.

Gottelli, N. J., 1998, *A primer of ecology*. 2.ª ed., Massachusets, Sinauer Associates, Inc.

Goulding, M., 1980, *The fishes and forest. Explorations in Amazonian natural history*, Berkeley, University of California Press.

Grime, J. P., 1979, *Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación*, Bogotá, Limusa, 291 p.

Griva, E., 1982, *Colección de ecología: limnología*, México, Asociación Latinoamericana de Ecodesarrollo, S.C./Banco Luso Hispánico de Información.

Guisande, C. *et al.*, 2000, "Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory", *Aquatic Ecol.*, 34: 137-142.

Guerrero, E., 1998, *Una aproximación a los humedales en Colombia*, Bogotá, Fondo FEN, Colombia.

Haeckel, E., 1866, Generelle Morphologie der Organismen : allgemeine Grundzuüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie, Berlin, G. Reimer.

Håkanson, L., 1981, *A manual on lake morphometry*, Berlín, Springer Verlag.

Harris, G. P., 1986, *Phytoplankton ecology. Structure, function and fluctuation*, Nueva York, Chapman y Hall, 384 p.

Hastings, A., 1997, *Population Biology. Concepts and models*, Nueva York, Springer Verlag.

Hegewald, E., E. Schnept y A. Aldave, 1980, "Investigations on the lakes of Perú and their phytoplankton", *Arch. Hydrobiol.*, (suplem), 56: 387-420.

Hensen, V., 1897, *Uber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und tieren 5*. Ber., Kommiss, Wiss, Unters. Dt. Meere, 1, 2-16, 1-108.

Hernani, A. y J. J. Ramírez, 2002, "Aspectos morfométricos y teóricos de un embalse tropical de alta montaña: represa La Fe, El Retiro, Colombia", *Rev. Acad. Col. Cienc. Exac. Fis. Nat.*, 26: 511-518.

Herndon, W. L., 1853, *Exploration of the valley of Amazon, under direction of the navy Dpt.*, Washington. D. C., Robert Armstrong, 2 vols.

Hill, G. y H. Rai, 1982, "A preliminar characterization of the tropical lakes of Central Amazon by comparison with polar and temperate systems", *Arch. Hydrobiol.*, 96(1): 97-111.

Himat, 1984, *Inventario Nacional de Cuerpos de Agua*, Bogotá, División Distritos de Riego, Ministerio de Agricultura.

Hogue, C. L., 1971, "Family Blephariceridae (Blepharoceridae)", Fasc. 8: 1-12, en: Papavero, N. (ed.), *A catalog of the Diptera of the Americas, South of the United States*, São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

Hogue, C. L. y I. Bedoya, 1989, "The net-winged midge fauna (Diptera: Blephariceridae) of Antioquia Departament, Colombia". Los Angeles County Mus., *Contrib. Sci.*, 413:1-57.

Holdridge, L., 1978, *Ecología basada en las zonas de vida*, San José, Costa Rica, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas.

Howard-Williams, C. y W. I. Vincent, 1984, "Optical properties of New Zealand lakes, II. Underwater spectral characteristics and effects on PAR attenuation", *Arch. Hydrobiol.*, 104: 441-457.

Hurlbert, S. H. (ed.), 1981, "Aquatic Biota of Tropical South America", San Diego, California, vols. I y II, San Diego State University.

Hustedt, F., 1953, "Algunas observaciones sobre la vida de microorganismos en los arroyos termales de los ansoles de El Salvador", *Com. Inst. Trop. Inv. Cient.*, 2: 103-108.

Hutchinson, G. E., 1937, "A contribution to the limnology of arid regions primarily founded on observations made in the Lahontan Basin", *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 33: 47-132.

_____, 1957, *A treatise of limnology*, vol. 1. Geography, Physics and Chemistry, Nueva York, John Wiley & Sons, 540 p.

_____, 1961, "The paradox of the plankton", *Am. Nat.*, 95: 137-147.

_____, 1967, *A treatise on Limnology II*, Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton, Nueva York, John Wiley Sons.

_____, 1975, *A treatise on Limnology III*, Limnological Botany, Nueva York, John Wiley & Sons.

_____, 1978, *An introduction to population ecology*, New Haven, Yale University Press.

_____, y H. Löffler, 1956, "The thermal classification of lakes", *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 42.

Hynes, H. B. N., 1972, *The ecology of running waters*, Ontario, University of Toronto Press.

_____, 1974, *The biology of polluted waters*, Ontario, University of Toronto Press.

Ikusima, I., 1978, "Primary production and population on ecology of the aquatic sedge *Lepironia articulata* in the tropical Swamp, Tasek Bera, Malasyia", *Aquat. Bot.*, 4: 269-280.

Illies, J., 1961, "Gebirgsbäche in Europa und Südamerika-ein Limnologicher Vergleich", *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14: 517-523.

Illies, J., 1963, "Revision der südamerikanischen Grépopterygidae (Plecoptera)", *Mitt. Schweiz. ent. Ges.*, 36: 145-248.

_____, 1964, "The invertebrate fauna of the Huallana a Peruvian tributary of Amazon river, from the sources down to Tingo María", *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, XV: 1.077-1.083.

_____, 1969, "Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects, especially those from running waters", en: E. J. Fittkau *et al.*, (ed.), 1969, *Biogeography and Ecology in South America*, vol. 2: 685-708, La Haya Dr. W. Junk. N.V.

_____ y L. Botosaneau, 1963, "Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux corrents, considérés surtout du point de vue faunistique", *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, pp 12-57.

Imani, Catálogo de poblaciones de algas dulceacuícolas registradas para Colombia. [disponible en: http://www.unal.edu.co/un/imani/algas-cloroph.htm].

Imberger, B., 1985, "The diurnal mixed layer", *Limnol. Oceanogr.*, 30: 737-770.

Imberger, J. 1989, *Vertical heat flux in the hipolimnion of a lake*, 10th Australian Fluid Mechanics Conference, University of Melbourne.

_____, y J. C. Patterson. 1990, "Physical limnology", *Advances in Applied Mechanics*, 27: 303-475.

Imberger, J. y P. F. Hamblin, 1982, "Dynamics of lakes, reservoirs and cooling ponds", *A. Rev. Fluid. Mech.*, 14: 153-187.

Incháustegui, S. W. *et al.*, 1978, "Notas sobre la ecología del lago Enriquillo, República Dominicana", en: I. Bonelly, *Conservación y ecodesarrollo*, Santo Domingo, Publicaciones Universidad Autónoma de Santo Domingo, pp. 309-342.

Isa, 1983, "Estudio limnológico integrado del sistema Guatapé-Nare", Medellín, Estructura y Programación-Sección Medio Ambiente, Documento ABRN-044.

_____, 1984, Departamento de Cuencas Hidrográficas. Estudio, planeación y ejecución de la adecuación de la zona de inundación del embalse Punchiná. Medellín, Documento ABRN-073.

_____, 1985*a*, Calidad de Aguas en el Sistema Chivor-Informe resumen de los muestreos de 1983 a 1985. Medellín, Documento N.°ABRNMA-094, ISA, Sección Medio Ambiente.

Isa, 1985*b*, *El sistema eléctrico en Colombia*, Medellín, Interconexión Eléctrica, S.A.

Järnefelt, H., 1952, "Plankton als indicator der Trophiegruppen der Seen", *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, A. IV 18: 1-29.

Jenkins, D. W., 1976, "Impactos ecológicos de las grades presas", Buenos Aires, en: Comisión Técnico Mixta de Salto Grande. *Segunda reunión sobre aspectos de desarrollo ambiental en el proyecto Salto Grande.*

Jeske, R., 1976, "Estudios bacteriológicos de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia", *Mitt. Inst. Colombo-Aleman. Invest. Cient.*, 8: 17-31.

Joseph, J., 1976, "El control botánico: un medio de depurar las aguas industriales", *Desarroll. Nacional.*, nov.-dic.: 75-77.

Juday, C., 1916, "Limnological studies on some lakes in Central America", *Trans., Wisconsin, Acad. Sci. Arts. Lett.*, 18: 214-250.

Junk, W. J., 1970, "Investigation on the ecology and production biology of the floating-meadows *(Papalo-Eichinochloetum)* on the meadle Amazon I. The floating vegetation and its ecology", *Amazoniana*, 2: 449-495.

Junk, W. J., 1983, *Ecology of Swamps on the Middle Amazon*, Amsterdam, Elsevier Scient. Publ. Co.

_____, 1986, "Aquatic Plantas of the Amazon System", en: B. R. Davies, y K. F. Walker (ed.), *The ecology of river systems*, Boston, Dr. W. Junk Publishers.

_____, F. M. Soares y F. M. Carvalho, 1983, "Distribution of fish, species in a lake of Amazon River floodplain near Manaus (Lago Camaleão) with special refrence to extreme oxygen conditions", *Amazoniana*, 7: 397-431.

Katzer, F., 1897, "Das wasser des unteren Amazonas", Sitz, Böhm, *Ges. Wiss. Math. Naturw. Cl.*, 17: 1-38.

Kaufmann, R. y F. Hevert, 1973, "El régimen fluviométrico del río Magdalena y su importancia para la Ciénaga Grande de Santa Marta", *Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Invest. Cient.*, 7:121-137.

Keller, R., 1961, *Gewasser und wasserhaushalt des Fest-Landes*, Berlín, Haude U. Spenersche. Verl.

Keskitalo, J.y P. Eloranta, 1999, *Limnology of humic waters*, Leiden, Holanda, Backhuys Publishers.

Kirk, J. T., 1985, "Effect of suspensoids (turbidity) on penetration of solar radiation in aquatic ecosystems", *Hydrobiologia*, 125: 195-208.

Kleerekoper, H., 1939, "Estudo limnológico da represa de Santo Amaro em São Paulo", *Botánica*, 4:9-151.

_____, 1944, *Introdução ao estudo da limnología*, Río de Janeiro, Ministerio da Agricultura/Servicio da Informação Agricola, Serie Didáctica 4.

Klinge, H. y W. Ohle, 1964, "Chemical properties of rivers, in the amazonian area in relation to soil conditions", *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, XV: 1.067-1.076.

Kolkwitz. R., 1935, *Planzenphysiologie*. 3.ª ed., Jena, Gustav Fischer, s.p.

_____, 1950, "Ökologie der Saprobien. Über die Beziehungender Wasserorga Nismen zur Umwelt", *Schriefenrtehie, Boden und Lufthigiene*, 4.

_____, y M. Marsson, 1908, "Ecology of plant saprobia", *Ver. dt. Ges*, 26: 505-519.

_____, 1909, "Ökologieder tierischen Saprobien. Beiyträge zür Lehre von der biologische Gewässerbeuteilung", *Internationale Revieu der Gesamten Hydrobiologie*, 2: 126-152.

Komarek, J. y K. Anagnostidis, 1999, *Cyanoprokaryota. 1. Teil. Chroococcales*, Stuttgart, Gustav Fisher, 548 p.

Kothé, P., 1962, "Der Artenfehlbetrag, ein eifaches Güterkriterium un seine Anwendung bei biologischen Vopfluteruntersuchungen", *Dt. Gewässerkundel*, 6: 60-65.

Kosté, W. y J.C. Paggi, 1982, "Rotifera of the Superorder Monogonta recorded from Neotropis", *Gewässer und Abwasser* 68/69: 71-102.

Krumdieck, A., 1977, "Minimización del impacto ecológico producido por nuevos embalses en selvas tropicales", Mérida, Venezuela, Primer Seminario Latinoamericano de Hidroelectricidad. Edelca-Cidiat.

Lampert, W., 1978, "Climatic conditions and planktonic interactions as factors controlling the regular succession of spring algal bloom and extremely clear water in Lake Constance", *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 20: 969-974.

_____ y U. Sommer, 1997, *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*, Nueva York, Oxford University Press.

Laverde, H. A., 1982, "Datos sobre colección, inventario y cría artificial de bivalvos de agua dulce en Colombia", *Scientiae*, 1, 2: 165-172.

LeCren, E. y R. Lowe-McConnell, 1980, *The functioning of freshwater ecosystem*, Cambridge, Cambridge University Press.

Leentvaar, P., 1973, "Lake Brocopondo", en: American Geophysical Union, *Man-made lakes: their problems and environmental effects*, Washington D. C., American Geophysical Union.

_____, 1975, "Hidrobiological observations in Surinam, with special reference to the man-made Brokopondo lake", *Studies Fauna Surinam and other Guyanas, Utrecht*, 25(56): 1-173.

Lencastre, A. y F. M. Franco, 1984, *Lições de hidrobiología*, Lisboa, Universidad de Lisboa.

Lewis, W. M., 1973, "The thermal regime of Lake Lanao (Philipines) and its theoretical implications for tropical lakes", *Limnol. Oceanogr.*, 18: 200-217.

_____, 1978*a*, "A composition, phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philipinnes", *J. Ecol.*, 66: 213-226.

_____, 1978*b*, "Dynamicas and succession of the phytoplankton in a tropical lake", *J. Ecol.*, 66: 849-880.

_____, 1983, "Temperature, heat and mixing in Lake Valencia, Venezuela", *Limnol. Oceanogr.*, 28(2): 273-286.

_____, 1987, "Tropical limnology", *Ann. Rev. Ecol. Syst*, 18: 159-184.

_____, y F. H. Weibezahn, 1976, "Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan freshwaters", *Arch. Hydrobiol.* (suppl.), 50: 145-207.

_____, 1981, "Chemistry of a 7,5 m sediment core from lake Valencia, Venezuela", *Limnol. Oceanogr.*, 26: 907-924.

Liebman, H., 1962, *Handbuch der Frischwasserund Abwasserbiologie*, vol. 1, 2.ª ed., Munich, Oldenburg.

Livingstone, D. A., 1963, "Chemical Composition of Rivers and Lakes", *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper.*, (440): G. 1-64.

Llano, R., 1988, *Ecología de la fauna asocoiada a las raices del mangle Rhizophora mangle en la bahia de Marirrio (Urabá)*, Medellín, Trabajo de grado, Universidad de Antioquia.

Löffler, H., 1955, "Die Boeckelliden Perus", *S.B. Österreich. Akad. Wiss. Math. Naturw.*, KL. 1. 164: 723-746.

Löerffler, H., 1960, "Limnologische Untersuchungen an chilenischen und peruvianischen Binnengewassern", *I. Ark. f Geofysik*, 3: 155-254.

Lopretto, E. C. y G. Tell, 1995, *Ecología de aguas continentales. Metodologías para su estudio*, tomo I, La Plata, Editorial Sur.

Lorenzen, C. J., 1967, "Determination of Chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations", *Limnol. Oceanogr.*, 12(2): 343-346.

Lowe-McConnel, R. H., 1986, "Fish of the Amazon System", en: B. R. Davies y K. F. Walker (eds.), *The ecology of river systems*, Boston, Dr. W. Junk Publishers.

Lucey, W. P., A. Austín y J. Deniseger, 1987, "Concept and design of a sustrata container for sampling periphyton", *Water. Res.*, 21(4): 395-402.

Lutz, A., 1930, "Biología das aguas torrenciais e encachoeiradas", *Soc. Biol. Montevideo, Arch.* (suppl.), 1: 114-120.

Macías, A. D., 1976, "Piscicultura y pesca", Bogotá, Asociación Cultural Popular Biblioteca del Campesino, Colección Tierra, n.º 64.

MacArthur, R. H. y E. O. Wilson, 1967, *The theory of Island Biogeography*, Princeton, Princeton University Press.

Machado, T. y G. Roldán, 1981, "Estudio de las características fisicoquímicas y biológicas del río Anorí y sus principales afluentes", *Actual. Biol.*, 10(35): 3-19.

Maier, M. H., 1985, "Limnología de reservatorios do sudeste do Estado de São Paulo, Brasil, II. Circulação Estratifição da Agua", *B. Inst. Pesca.*, 12(1): 11-43.

_____, y M. Takino, 1985, "Limnología de reservatorios do sudeste do Estado de São Paulo, Brasil. III. Qualidade da Agua", *B. Inst. Pesca*, 12(1): 45-73.

_____, M. Meyer y M. Takino, 1985, "Caracterição Física e Química da Represa do Río Grande (Riacho Grande), S. P., Brasil", *B. Inst. Pesca*, 12(3) 47-61.

Marcus, E. du B. R., 1953, "Bryozoa from lake Titicaca", *Bol. Fac. Cienc. Letr. Univ. São Paulo. Zool.*, 18: 149-163.

Margalef, R., 1951, "Diversidad de especies en las comunidades naturales", *P. Inst. Biol. Appl.*, 9: 15-27.

_____, 1955, *Los organismos indicadores en la Limnología. Biología de las aguas continentales, XII*, Madrid, Ministerio de Agricultura. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, 300 p.

_____, 1969, "Estudios sobre la distribución a pequeña escala del fitoplancton marino", *Mem. Real Acad. Cienc. Artes Barcelona* 40: 3-22.

_____, 1974, *Ecología*, Barcelona, Ediciones Omega, 971 p.

_____, 1978, "Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment", *Oceanological Acta*, 1: 493-509.

Margalef, R., 1983, *Limnología*, Barcelona, Ediciones Omega, S.A., 1.010 p.

Márquez G., y G. Guillot, 1987, *Proyecto estudios ecológicos de embalses colombianos. Etapa prospectiva. Informe final*, Bogotá, Fondo para la protección del medio ambiente "José Celestino Mutis" FEN, Colombia.

_____, 1984, *Ecología de embalses tropicales con referencia a dos casos colombianos: Chivor y Prado*, AGID, Primer Simposio Latinoamericano de Presa y Embalses, tomo II, Bogotá.

_____, y G. Guillot, 2001, *Ecología y efecto ambiental de embalses: aproximación con casos colombianos*, Bogotá, Ed. Topográficas Ltda.

Marshall, K. C., 1984, "Microbial adhesion and aggregation", Berlín, Springer Verlag, en: C. V. Salazar, 1998, *Perifiton: un problema de escala*, Anais do IV Congresso Latinoamericano de Ficologia, São Paulo, Sociedade Ficológica de América Latina e Caribe, 1: 307-317.

Martin, P. S., 1960, "Effect of pleistocenic climatic change on biotic zones near the equator", en: Yearbook of the American Philosophical Society, *Math. Nat.*, VI, 4: 542-566.

Mathew, E. e I. Fung, 1987, "Methane emission from natural wetlands: global distribution, area and environmental characterisitics of sources", *Global Biogeochemistry Cycles*, 1: 61-86.

Mathis, W. N. y C. L. Hogue, 1986, "Description of a new species of the shorefly genus *Diedrops* (diptera: Ephydridae from Colombia)", *Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus.*, 377: 21-26.

Matthias, U. y H. Moreno, 1983, "Estudio de algunos parámetros fisicoquímicos y biológicos del río Medellín y sus principales afluentes", *Actual. Biol.*, 12(46): 106-117.

McCafferty, W. P., 1981, "Aquatic entomology", Nueva York, Science Books International, McGraw-Hill Boock Company.

Medina, H., 1983, "Problemas de operación de origen ambiental en la central hidroeléctrica de Guatapé", *Rev. EE. PP. M.*, 5(1): 53-77.

Meggers, B, J., 1971, *Amazonia: man and culture in a counterfeit paradise*, Chicago, Aldine Atherton, Inc.

Melack, J., 1985, "Interaction of detrital particulates and plankton", *Hydrobiologia*, 125: 209-220.

Menezes, C. F. S., 1984, *Biomassa e produção primária de tres espécies de macrófitas aquáticas da represa do Lobo (Broa, S.P.)*, São Carlos, DCB/UFS car., 253 p.

Mermel, T. M., 1989, "Major Dams of the word-1989", en: *International water power y Dam Construction Handbook*, Reed Business PubIishing, Sutton, U.K.

Merrit, R. W. y K. W. Cummins, 1996, *Introduction to aquatic insects of North America*, 3.ª ed., Dubuque, Estados Unidos, Kendall/Hunt Publishing Company.

Miles, C. B., 1947, *Los peces del río Magdalena*, Bogotá, Ministerio de Economía Nacional, Sección de Piscicultura, Pesca y Caza.

Mitsch, W. J. (ed.), 1994, "The nonpoint source pollution control function of natural and constructed riparian wetlands", en: W. J. Mitsch (ed.), *Global Wetlands: old world and new*, Amsterdam, Elsevier.

Molano, J., 1954, *Limnología colombiana: lagos, lagunas, represas, ríos y quebradas de Colombia*, Bogotá, División de Recursos Naturales del Ministerio de Agricultura de Colombia.

Molano, J., 1960, *El lago de Tota*, Bogotá, Ediciones Universidad de Bogotá.

Montoya, Y., 1998, *Variación de la estructura de la comunidad perifítica colonizadora de sustratos artificiales en dos estaciones de muestreo en la zona de ritral del Río Medellín*, Medellín, trabajo de grado, Universidad de Antioquia.

Moore, E. W., 1939, "Graphic determination of carbon dioxide in the three forms of alkalinity", *J. Amer. Water. W. Assoc.*, 31; 51-66.

Moreno, L. F., 1989, *Colonización del perifiton en tres embalses del oriente antioqueño*, Medellín, Tesis de maestría, Universidad de Antioquia.

_____ y C. Fonseca, 1987, "Las ciénagas: polos potenciales para el desarrollo", *Actual. Biol.*, 16(60): 57-68.

Moreno, L. F., L. C. García y G. Márquez, 1987, "Productividad e importancia del bosque ripario del complejo de ciénagas de Chucurrí (Santander, Colombia)", *Actual. Biol.*, 16(61): 93-103.

Mosquera, A. y J. Valderrama, 1980, *Piscicultura, en el embalse de Neusa*, Bogotá, Corporación Autónoma Regional de los Valles de Ubaté y Chiquinquirá (CAR).

Muñoz, D. y R. Ospina, 1999, "Guía para la identificación genérica de los Ephemeroptera de la Sabana de Bogotá, Colombia. Ninfas y algunos géneros de adultos", *Actual. Biol.*, 21 (70): 47-60.

Naranjo, L. G., G. I. Andrade y E. Ponce de León, 1998, *Humedales interiores de Colombia: bases técnicas para su conservación y uso sostenible*, Bogotá, Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Ministerio del Medio Ambiente, Dirección General de Ecosistemas.

Narváez, A., 1984, *Estudio batimétrico y algunas relaciones ecológicas del Lago Guamuez (La Cocha)*, Pasto, Colombia, Universidad de Nariño.

Nauman, E., 1922, "Die Sestonfärbung des Süsswasser", *Arch. Hydrobiol.*, 13: 647-692.

_____, 1931, *Limnologische terminologie*, Berlín, Urban und Schewarsenberg.

Nieser, N., 1970, "Gerridae of Surinam and the Amazon, with additional records of other Neotropical Species", *Stud. Fauna Suriname and other Guyanas*, 12(47): 94-138, n.º 3, Am. Arbor.

Needeham, J. y P. Needham, 1978, *A guide to study of freshwater biology. Holdenday, Inc. San Francisco*, en: M. Núñez, y S. Duque, Chorococcales (Algae: Chorophyceae) found in aquatic environments of Colombian Amazon basin, *Caldasia*, 20(1): 5-11.

Noreira da Silva, J. A., 1979, "Productividade primaria do perifiton em viveiros destinados a piscicultura", Disertación de maestría, Universidade Federal da Bahía.

Nusch, E. A. 1980, "Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination", *Arch. Hydrobiol. Beih.* 14: 14-36.

Nygaard, G., 1949, "Hydrobiological studies in some danish ponds and lakes. Part II. The quantient hypotesis and some new or little know phytoplankton organisms", *Kon. Dansk. Vid. Selskad. Biol. Skr.*, 7(1).

Odum, E. 1972, *Ecología*, México, 3.ª ed., Interamericana.

Oglesby, R. T., C. A. Carlson y J. A. McCann, 1972, *River ecology and man*, Nueva York, Academic Press.

Ohle, W., 1934, "Chemische und Physikalische Untersuchungen Norddeusher Seen", *Arch. Hydrobiol.*, 36: 386-464.

_____, 1958*a*, "Typologische Kennzeichnung der Gewässer auf Grund ihrer Bioaktivität", *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 8: 196-211.

_____, 1958*b*, "Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes", *Rapp. Proc. Ver. Cons. Explor. de la Mer.*, 129-131.

_____, 1972, "Gelöste organische stoffe, Aufnahme und Abgabe durch Planktonorganismen", *SeeGewässerschutz-Wasser-abwasser*, 8: 1-15.

Oliveira, L. H., 1948, "Estudio hidrobiológico das lagoas de Piratininga e Itaipú". *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 46: 673-718.

Oliveira, L. H. y L. M. A. Krau, 1955, "Observações biogeograficas durante a abertura da lagoa de Saquarema", *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 53: 436-449.

_____, R. Nascimento y L. M. A. Krau, 1955, "Observações biogeográficas e hidrobiológicas sobre a lagoa de Maricá", *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 53: 171-227.

Padisák, J., C. S. Reynolds y U. Sommer, 1993, "Intermediate disturbance hypothesis in pohytoplankton ecology", *Hidrobiología*, 249: 1-199.

Osmund Holm-Hansen y E. Walter Helbling, 1995, "Técnicas para la medición de la productividad primaria en el fitoplancton" en: Alveal, K.; M. E. Ferrario, E.C. Oliveira y E. Sar (eds.), *Manual de Métodos ficológicos*, Concepción, Universidad de Concepción, Chile. pp. 329-350.

Páez, C., 1977, *Contribución al conocimiento del zooplancton de las aguas del altiplano andino-oriental*, Bogotá, Universidad Nacional de Colombia.

Palacio, J., 1983, "Die benthische Makroinvertebranten Fauna der Tropischen Astuarregion Ciénaga Grande de Santa Marta (Kolumbien) und ihre Activität im Wechsel zwischen Trocken-und Regenzeit", *Disertación de doctorado, rer. nat.*, Universidad de Bochum, Alemania.

Palmer, C. M., 1969, "A composite rating of algae tolerating organic pollution", *J. Phycol.*, 5: 78-82.

_____, 1977, *Algae and water pollution*, Cincinati, Ohio, U.S., Environmental Protection Agency.

Pannier, F., 1957, "El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación con distintas concentraciones de oxígeno", parte I, *Acta Cient. Venez.*, 8: 148-161.

_____, 1958, "El consumo de oxígeno de plantas acuáticas en relación con distintas concentraciones de oxígeno", parte II, *Acta Cient. Venez.*, 9: 2-13.

Pantle, R. y H. Buck, 1955, "Die biologische Uberwachung der Gäwesser und die Darstellung der Ergebnisse", *Gas WassFach*, 96: 604.

Páramo, R. y G. Pinilla, 1996, "Estructura de la comunidad planctónica de pequeños lagos artificiales en la microcuenca de la quebrada La Playa (Caldas, Boyacá)", en: G. Pinilla (ed.), *Memorias seminario-taller de limnología, Investigaciones recientes en ecosistemas acuáticos tropicales*, Bogotá, Universidad Jorge Tadeo Lozano/Colciencias.

Parsons, T. R. y J. D. H. Strickland, 1963, "Discussion of specrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascerteining chlorophylls and carotenoids", *J. Mar. Res.*, 21: 155-163.

Patiño, A., 1986, *Guía práctica de piscicultura artesanal*, Bogotá, Asociación Nacional de Pescadores Artesanales de Colombia (Anpac).

Patrick, R., 1949, "A proposed biological measure stream conditions, based on a survey of the Conestuga Basin, Lancaster County", *Pen. Proc. Acad. Nat. sci. Philad.*, pp. 101, 277, 341.

_____, 1950, "Biological measure of stream conditions", *Sewage. Ind. Water.*, 22, 926-939.

Payne, A. I. 1986, *The ecology of tropical lakes and rivers*, Nueva York, John Wiley & Sons.

Pearse, M. A., 1915, "An account of the Crustacea collected by the walker expedition to Santa Marta, Colombia", *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 49 (21/23): 531-556.

Pennak, R. W., 1978, *Freshwater Invertebrates of the United States*, 2.ª ed., Nueva York Wiley-Interscience.

Peres, J. M. y L. Deveze, 1963, *Océanographie biologique et biologie marin. II*, París, La vie pelagique, Press University, 511 p.

Pérez, A. P., 1976, *Tota... más que un lago, un conflicto*, Bogotá, Stella.

Pérez, G. y G. Roldán, 1978, "Niveles de contaminación por detergentes y su influencia en las comunidades bénticas del río Rionegro (Antioquia)", *Actual. Biol.*, 7(24): 27-36.

Pérez, L., 1984, "Uso del hábitat por la comunidad de peces de un río tropical asociado a un bosque", *Soc. Cien. Nat. La Salle.*, tomo XLIV (121): 143-162.

Peters, W. L. y G. F. Edmunds, 1972, "A revision of generic classification of certain Leptophlebiidae from Southern South America (Ephemeroptera)", *Ann. Ent. Soc. Am.*, 65(6): 1.398-1.414.

Piedrahita, H. S. y A. M. Montoya, 1988, *Manual de piscicultura (versión revisada)*, Medellín, Gobernación de Antioquia, Secretaría de Agricultura, Sección de Planeación.

Piezynska, E. *et al.*, 1984, "Detritus in the litoral zone of several Masurian lakes (sources and fates)", *Ekol. Pol.*, 32: 387-440.

Plafker, G., 1964, "Oriented Lakes and Lineaments of Northeastern Bolivia", *Bull. U.S. Geol. Survey*, 75: 503-522.

Poole, H. y W. R. G. Atkins, 1929, "Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year", *J. Mar. Bio. Assoc. U. K.*, 16: 297-340.

Poppe, S. A., 1892, "Ein neuer *Diaptomus* aus Brasilien", *Zool. Anz.*, 368.

Posada, J. A., G. Roldán y J. J. Ramírez, 2000, "Caracterización fisicoquímica y biológica de la calidad de aguas de la quebrada Piedras Blancas, Antioquia, Colombia", *Rev. Biol. Trop.*, 48(1): 59-70.

_____, y G. Roldán, 2003, "Clave ilustrada y diversidad de las larvas de Trichoptera en el noroccidente de Colombia", *Caldasia*, 25(1): 169-192.

Prat N. y M. Rieradevall, 1998, "Criterios de evaluación de la calidad del agua en lagos y embalses basados en los macroinvertebrados bénticos", *Actual. Biol.*, 20: 137-147.

_____ y A. Muné, 1999, *Determinación de regiones ecológicas de la cuenca del Ebro*, Barcelona, Universidad de Barcelona.

Prescott, G. W., 1980, *How to know the aquatic plants*, Dubuque, Iowa, Estados Unidos, 2.ª ed., Wm. C. Brown Company Publishers.

Pritchard, D. W., 1967, "What is an Estuary; Physical Viewpoint", en: Lauff, G. H. (ed.), "Estuaries", *Am. Ass. Sci. Spec. Publ.*, 83: 3-5.

_____, 1974, "Circulation and mixing in coastal regions and estuaries", en: R. C. Wetter (ed.), *Oceanography, the last frontier*, Washington D. C., Voice of America.

Quiñónez, M. L. y J. J. Ramírez, 1998, "Estructura numérica de la comunidad de macroinvertebrados acuáticos derivadores en la zona ritral del río Medellín", *Actual. Biol.*, 20: 61-73.

Raasveldt, H. C. y A. Tomic, 1958, "Lagunas colombianas", *Rev. Acad. Col. Cien. Exact. Fis. y Nat.*, 10(40): 175-198.

Rai, H. y G. Hill, 1981a, "Bacterial biodynamics in Lago Tupé, a central Amazonian black water 'Ria Lake'", *Arch. Hydrobiol.* (suppl.), 58: 420-468.

_____, 1982, "On the nature of the ecological cycle of lago Janauari: a Central Amazonian Ria / Várzea Lake", *J. Trop. Ecol.*, 23(1): 1-49.

Rainwater, F. H. y L. L. Thatcher, 1960, "Methods for collection and analysis of water samples", *U.S. Geol. Surv. water-suply*, paper 1.454, Washington D. C., U. S. Goverment Printing Office.

Ramírez, A. y G. Viña, 1998, *Limnología colombiana*, Bogotá, Panamericana.

Ramírez, J. J., 1981, "Estudio limnológico de los ríos Turbo, Apartadó y Chigorodó", *Rev. Corpo-Urabá*, 2(4): 28-75.

_____, 1987, "Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la laguna del Parque Norte, Medellín", *Actual. Biol.*, 16(59): 12-30.

_____, 1989, *Variación vertical del fitoplancton y parámetros fisicoquímicos en cuatro embalses del Oriente Antioqueño y su relación con el área, edad, altitud y tiempo de residencia media del agua*, tesis de grado para maestría, Universidad de Antioquia.

_____, 1991*a*, "Determinación de biomasa por clorofila", *Revista Amsa*, 1: 53-63.

_____, 1991*b*, "Medición de la productividad primaria en ecosistemas acuáticos lenítico por el método de la botella clara y oscura", *Revista Amsa*, 2: 21-40.

Ramírez, J. J., 1995, "Cambios de temperatura y variables químicas en un ciclo de 24 horas en la columna de agua del embalse Punchiná, Antioquia, Colombia", *Acta Limnol. Bras.*, 7: 23-34.

_____, 1996, "Autoecology of *Cyanoteca bicudoi* sp. nova, a new Cyanophyceae from Parque Norte lagoon, Colombia", *Algol. Stud.*, 80: 21-34.

_____, 2000, *Fitoplancton de agua dulce: aspectos ecológicos, taxonómicos y sanitarios*, Medellín, Editorial Universidad de Antioquia, 207 p.

_____ y A. Díaz, 1996-1997, "Fluctuación estacional del zooplancton en la laguna el Parque Norte, Medellín, Colombia", *Rev. Biol. Trop.*, 44 / 45: 549-563.

_____, 1995, "Cambios diurnos de temperatura y variables físicas y químicas en dos épocas del año en la Laguna del Parque Norte, Colombia", *Acta Limnol. Bras.*, 7: 87-104.

Ramírez, J. J. y H. Alcaráz, 2002, "Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un sistema eutrófico tropical: laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia", *Caldasia*, 24: 411-423.

Ramírez, J. J. y M. Corbacho, 2005, "Population dynamics of *Botryococcus braunii* Kützing 1849 in a Shallow Tropical Eutrophic Lake", *Algol. Stud.*, 115.

Ramírez, J. J. y T. Machado, 1982, "Influencia de la precipitación y los ortofosfatos sobre el fitoplancton en la represa La Fe", *Actual. Biol.*, 11(39):3-21.

Ramírez, J. J. *et al.*, 1989, "Primer reporte de *Chaoborus* en Colombia", *Actual. Biol.*, 18: 122-127.

Ramírez, J. J., 2000, "Variación diurna y estacional del contenido calórico, la estabilidad y el trabajo del viento en una laguna tropical", *Acta Limnol. Bras.* 12: 39-54.

_____ *et al.*, 2000, "Temporal and vertical variations in Phytoplankton community structure and its relation to some morphometric parameters of four Colombian reservoirs", *Caldasia*, 22(1): 108-126.

_____, 2001, "Variación vertical de parámetros físicos y químicos en cuatro embalses tropicales y su relación con el área, la altitud y el tiempo de retención hidráulica", *Acta Limnol. Bras.*, 13(2):19-34.

Ramos, A., 1982, "La ictiofauna frente al desarrollo hidroelétrico: El Proyecto Cañafisto", *Rev. Universidad de Caldas*, 3(2-3): 122-134.

Ramos, H. A., 1973, *Centro de Experimentación Piscícola*, Informe técnico n.º 1, Manizales, Universidad de Caldas.

Ravinovich, J. y D. Novoa, 1982, "El río Orinoco y su futuro, una aproximación al análisis de impacto ambiental que tendrán los distintos usos, especialmente el aprovechamiento hidroeléctrico", en: D. Novoa, *los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación*, Caracas, Editorial Arco.

Rawson, D. S., 1939, "Some physical and chemical factors in the metabolism of lakes", en: Moueton (ed.), *Problems of lake biology*, Publicación n.º 10, American Academy for the Advancement of Science, Washington D. C., pp. 9-26.

Reid, G. K., 1966, *Ecology of Inland Waters and Estuaries*, Nueva York, Reinhold Publishing Co.

Rentería, B., 1977, "Fauna planctónica de la Ciénaga Grande de Santa Marta y su relación con el medio", *Divulgación Pesquera*, n.º 4-5, Bogotá.

Reynolds, C. S., 1980, "Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems", *Holartic Ecol.*, 3: 141-159.

_____, 1983*a*, "Growth-rate responses of *Volvox aureus* Ehrenb (Chlorophyta, volvocales) to variability in the physical environment", *Br. Phycol. J.*, 18: 433-442.

_____, 1983*b*, "A physiological interpretation of the dynamic responses of a planktonic diatom to physical variability of the environment", *New Phytol.*, 95: 41-53.

_____, 1984*a*, "Phytoplankton periodicity: the interaction of form, function and environmental variability", *Freshwat. Biol.*, 14: 111-142.

Reynolds, C. S., 1984*b*, *The ecology of freshwater phytoplankton*, Nueva York, Cambridge University Press, 384 p.

_____, 1988*a*, "Function and morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton", en: C. D. Sandgren (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, Nueva York, Cambridge University Press, pp. 388-483.

_____, 1992, "Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes",. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 35: 13-31.

_____, 1997, *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*, Oldendorf (Luhe) Alemania, Ecology Institute.

Richards, F. A. y Th. G. Thompson, 1952, "The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis", *J. Mar. Res*, 11(2): 156-171.

Richerson, P. J. *et al.*, 1974, "A survey of the physical limnology of lake Titicaca", *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 19: 1.498-1.503.

Richerson, P. J., C. Widmer y Kittel, 1977, *The limnology of lake Titicaca (Perú-Bolivia)*, Davis, University of California, Int. Ecol. Publ., 14.

Rigler, F. H. y R. H. Peters, 1995, *Science and Limnology*, Davis, Ecology Institute.

Ringuelet, R., 1962, *Ecología acuática continental*, Buenos Aires, Eudeba.

Robertson, D. M. y J. Imberger, 1994, "Lake number, a quantitative indicator of mixing used to estimate changes in dissolved oxygen", *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 79: 159-176.

_____, J. Imberger y K. boland, 1990, "Lake number: an indicator of reservoir mixing: a water quality management tool", *Water: J. Australian Water and Wastewater Assoc.*, Dic.: 29-33.

Rocha, O. y M. Tundisi, 1976, *Atlas do zooplankton*, vol. 1. Copepoda, San Carlos, Universidade Federal de São Carlos.

Rocha, M. C., 1994, *Diversidad en Colombia de los cangrejos del género Neostrengeria*, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, N.º 5.

Rodríguez, R., 1999, *Conservación de humedales en Venezuela. Inventario, diagnóstico y estrategia*, Caracas, UICN, Comité Venezolano.

Rohl, H., 1939, "Zue Terminologie des Periphytons", *Arch. Hydrobiol.*, 35: 59-69.

Roldán, G., 1978, "Problemas de eutrofización en lagos y embalses colombianos", *Rev. Cont. Amb.*, 2(3): 51-56.

_____, 1980, "Estudios limnológicos de cuatro ecosistemas neotropicales diferentes con especial referencia a su fauna de efemerópteros", *Actual. Biol.*, 9(34): 103-117.

_____, 1982, "Algunas consideraciones ecológicas acerca de los embalses", *Rev. Cont. Amb.*, 6(10): 13-20.

_____, 1985, "Contribución al conocimiento de las ninfas de los efemerópteros (Clase: Insecta, Orden: Ephemeroptera) en el departamento de Antioquia", *Actual. Biol.*, 14(51): 3-13.

_____, 1988, *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del Departamento de Antioquia*, Bogotá, Fondo FEN-Colombia, Edirotial Presencia Ltda.

_____, 1992, *Fundamentos de limnología neotropical*, Medellín, Editorial Universidad de Antioquia, 529 p.

_____, 1997, "Development of limnology in the neotropics", en: *Wissenschaftleraustauch und Entwicklungszusammenarbeit vor der Jahrtausendwende*, Nomos Verlagsgesellschaft, Baden, pp. 367-370.

_____, 1999, "Los macroinvertebrados como indicadores de la calidad del agua", *Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat.*, XXIII (88): 375-387.

_____, 2002, "Limnología y eutrofización de embalses en Colombia", en: A. Fernández y G. Chalar: *El agua en Iberoamérica: de la limnología a la gestión en Sudamérica*, CYTED XVII: Nueva Delhi, Edit. International Scientific Publications, 107-122.

_____, 2002, Treating industrial wastes in Colombia using water hyacinth, *Waterlines*, 21(1): 6-8.

_____, 2003, *Bioindicación de la calidad del agua en Colombia, uso del método BMWP/Col.*, Medellín, Editorial Universidad de Antioquia.

_____, A. Bohórquez y J. L. Ardila, 2000, "Estudio limnológico del embalse de El Guavio", *Rev. Acad. Col. Cien. Exact. Fis. Nat.*, XXIV (90): 73-84.

_____, J. A. Posada y J. C. Gutiérrez, 2001, *Estudio limnológico de los recursos hídricos del parque de Piedras Blancas*, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Colección Jorge Álvarez Lleras, n.º 18. 137 p.

_____ y E. Ruiz., 2001," Development of limnology in Colombia", en: R. G. Wetzel, y Gopal, B., (eds.), *Limnology in developing countries*, Nueva Delhi, Edit. International Scientific Publications, 3: 69-119.

_____ y L. F. Álvarez, 2002, Aplicación del jacinto de agua *(Eichhornia crassipes)* para el tratamiento de aguas residuales y opciones de reuso de la biomasa producida. *Rev. Universidad Católica de Oriente*, 15: 56-71.

_____ *et al.*, 1973., "Efectos de la contaminación industrial y doméstica sobre la fauna béntica del río Medellín", *Actual. Biol.*, 2(5): 54-64.

_____ *et al.*, 1984, "Estudio limnológico de la represa El Peñol", *Actual. Biol.*, 13(50): 95-105.

Romero, J. A., 1996, *Acuiquímica*, Bogotá, Escuela Colombiana de Ingeniería, Editorial Presencia.

Round, F. E., 1964, "The ecology of benthic algae", en: D. Jackson (ed.), *Algae and man*, Nueva York, Plenum.

_____, 1965, "The epipsammon; a relatively unknown freshwater algal association", *Brit. Phycol. Bull.*, 2: 456-462.

Ruiz, J. E. y J. Gómez, 1988, *Calidad de Agua en Colombia*, Bogotá, Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Adecuación de Tierras (Himat)-Ministerio de Agricultura.

_____ *et al.*, 1984, *Incidencia de la precipitación, eutrofización y calidad bacteriológica en la composición planctónica del lago La Tota*, Bogotá, Himat, División de Hidrobiología.

Russell, R. J., 1967, "Origins of estuaries", en: Georg. H. L. (eds.), *Estuaries*, Washington D. C. W. K. Kellog Biological Station, Michigan State University, Publication n.º 83, American Asociation for Advancement of Science.

Ruttner, F., 1975, *Fundamentals of Limnology*, 3.ª ed., Toronto y Buffalo, University of Toronto Press.

Rzóska, J., 1978, *On the nature of rivers, with case stories on Nile, Zaire and Amazon*, Londres, Dr. W. Junk by Publ.

Saavedra, G. E., 1984, *Contribución al conocimiento del zooplancton de aguas continentales frías. Embalse del Sisga*, Bogotá, Tesis de grado, Pontificia Universidad Javeriana.

Salamanca, L. H., 1973, *Realidades amazónicas*. Bogotá, Universidad Jorge Tadeo Lozano.

Salazar, C. V., 1998, "Perifiton: un problema de escala", *Anais do IV Congresso Latinoamericano de Ficologia, São Paulo:* Sociedade Ficológica de America Latina e Caribe, 1: 307-317.

Salas, H. J. y P. Martino, 1988, *Desarrollo de metodologías simplificadas para la evaluación de eutrofización en lagos cálidos tropicales*, Lima, Memorias del IV Encuentro del Proyecto Regional, OMS-Cepis.

Sala, S. *et al.*, 1999, "Nuevos registros de diatomeas (Bacillariophyceae) de la amazonía colombiana", *Caldasia*, 21, 26-37.

Sánchez, G., 1976, *Estudio limnológico de los embalses de Muña, Neusa, Sisga y Tominé*, Bogotá, Tesis de maestría, Universidad de los Andes.

Sánchez, J. I. y J. J. Ramírez, 2000, "Dinámica de la comunidad zooplanctónica (excepto Protozoa) en las zonas limnética y litoral de la laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia", *Actual. Biol.*, 22 (72): 65-82.

Sánchez, M. *et al.*, 2001, *Aproximación al ecosistema acuático del alto Magdalena en el Huila*, Neiva, Universidad Surcolombiana-CorMagdalena.

Santo, L. E. y M. S. Paulo, 1985, "Limnología de reservatorios do sudeste de São Paulo, I. Climatología", *B. Inst. Pesca*, 12(1): 1-10.

Sartory, D. P. y J. U. Grobbelaar, 1984, "Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis", *Hydrobiologia*, 114: 177-187.

Sawyer, C. N. y P. L. McCarty, 1967, *Chemistry for sanitary engineers*, 2.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill Company.

_____, 1978, *Chemistry for sanitary engineers*, 3.ª ed., Nueva York, McGraw-Hill Company.

Scendacz, S. y E. Kubo, 1982, "Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do Estado de São Paulo", *B. Inst. Pesca*, (único): 51-89.

Schiemer, F. y K.T. Boland, 1996, *Perspectives in tropical limnology*, Ámsterdam, SPB Academic Publishing.

Schindler, O., 1955, "Linmologische studien am Titicaca see", *Arch. Hydrobiol.*, 51: 118-124.

Schmidt, W., 1915, "Überden Energie-gehalt der Seen. Mit Beispielen von Lunzer Untersee nach Messungen mit einem einfachen Temperaturlot", *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.* suppl. 5, Leipzig.

_____, 1928, "Über Temepratur und Stabitätsverhältnisse von Seen", *Geogr. Ann.*, 10: 145-177.

Schmidt-Mumm, U., 1997, *Vegetación acuática y palustre de la sabana de Bogotá y plano del río Ubaté*, Bogotá, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia.

_____, y J. A. Posada, 2000, "Adiciones a las Haloragaceae de Colombia: *Proserpinaca palustres*", *Caldasia*, 22(1): 146-149.

Schubert, C., 1980, "Contribution to the paleolimnology of lake Valencia, Venezuela. Seismic stratigraphy", *Catena, Braun schweig*, 7: 275-292.

Schwarzbold, A. y A. Schäfer, 1984, "Gênese e morfologia das lagoas costeiras do Rio Grande do Sul, Brasil", *Amazoniana*, 9: 87-104.

_____, 1990, "Métodos ecológicos aplicados ao estudo do perifiton", *Acta. Limnol. Bras.*, 2: 545-592.

Schwoerbel, J., 1980, *Methoden der hydrobiologie süsswasserbiologie*, Washington D. C., Gustav Fisherg VerlagStuttgart, Sciences.

_____, 1987, *Handbook of limnology*, Stuttgart, Ellis Horwood Limited.

Scor-Unesco, 1966, "Determination of photosynthetic pigments", *Monographs on Oceanographic methodology*, 1: 9-19.

Shannon, C. E. y W. Weaver, 1949, *The mathematical theory of communication*, Urbana, Estados Unidos, The University of Illinois Press.

Sierra, O., y J. J. Ramírez, 2000, "Variación espaciotemporal de biopelículas en la represa La Fe, El Retiro, Antioquia (Colombia)", *Actual. Biol.*, 22(73): 153-168.

Simony, F., 1850, "Die Seen des Salzkammergutes", *Akad. Wiss. Wien. Math. Nat.*, VI, 4: 542-566.

Simpson, E. H.,1949, "Mesurment of diversity", *Nature*, 163(4148): 688.

Sioli, H., 1949, "O Rio Cupari. I. Topografía e Hidrografía", *B. Tec. Inst. Agr. Norte Belem*, 17: 1-50.

_____, 1950, "Das wasser in Amazonasgebiet", *Fosch. Fortschr.*, 26(21/22): 274-280.

_____, 1964, "General features of the limnology of Amazonia", *Vérh. Internat. Verein. Limnol.*, XV: 1.053-1.058.

_____, 1984, "Introduction: history of the discovery of the Amazon and of research of Amazonian waters and landscapes", en: H. Sioli, H. (ed.), *Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. La Haya, Dr. W. Junk, pp. 1-13.

Sládecek, U., 1973, *System of water quality from the biological point of view. Ergebnisse der Limnologie*, Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

Snedaker, S. C. y C. D. Geffer, 1985, *Pautas para el manejo de los Recursos Costeros*, Serie de Información sobre Recursos Renovables, Publicación n.º 2 sobre Manejo de Costas. Research

Planning Institute, Inc. Columbia-National Park Service-U.S. Dpt. of Interior, AID.

Solabatierra, M. E. y Weibezahn, F. H., 1980, "Distribución y abundancia de los macroinvetebrados bénticos del lago Valencia, Venezuela", *Acta Cient. Venez.*, 31: 247-274.

Soler, E., 1983, *Contribución al estudio taxonómico de caracoles (pulmonados) de agua dulce de la Sabana de Bogotá*, Bogotá, Tesis de diplomado de biología, Universidad Nacional de Colombia.

Sommer, U., 1981, "The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in lake constance", *Acta Oecol. Gen.*, 2: 327-342.

Spangler, P. J., 1966, "The Catherwood Foundation Peruvian Amazon Expedition. Insect. Part. XIII. The Aquatic Coleoptera (Dytiscidae, Noteridae, Dascillidae, Helodidae. Psephenidae. Elmidae)", *Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 14: 377-443.

Sperling von, E., 1994, "Morphometric features of some lakes and reservoirs in the State of Minas Gerais", en: R. Pinto-Coelho, A. Giani y E. Sperling, (eds.), *Ecology and human impacts on lakes and reservoirs in Minas Gerais with special reference to future developments and management strategies*, Belo Horizonte, Segrac.

_____, 1999, *Morfologia de lagos y represas*, Belo Horizonte, DESA/UFMG.

_____, 2000, *Introdução à qualidade das águas e ao tratamento de esgotos. Principios do tratamento biológico de águas residuarias*, vol. 1, 4.ª ed., Belo Horizonte,Departamento de Engenharia Sanitaria e Ambiental, Universidade Federal de Minas Gerais.

Spigel, R. H. y J. Imberger, 1987, "Mixing processes relevant to phytoplankton dynamics in lakes", *New Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.*, 21: 361-377.

Squires, H. J. y G. Riveros, 1971, "Algunos aspectos de la biología del ostión *(Crassostrea rhizophorae)* y su producción potencial en la Cienaga Grande de Santa Marta", *Estudios e Investigaciones*, n.º 6, Bogotá.

Steemann N. E., 1952, "The use of radiactive carbon (C-14) for measuring Organic production in the sea", *J. Conseil. Int. Expl. Mer.*, 18: 117-140.

Stingelin, T. H., 1914, "Cladoceren aus den Gebirgen von Kolumbien", *Mém. Soc. Neuchatel. Scienc. Nat.*, 5: 600-638.

Straškaba, M., J. G. Tundisi y A. Duncan, 1993, "State pot the art of reservoir limnology and water quality management", en: M. Straškaba, J. G. Tundisi y A. Duncan (eds.). *Comparative reservoir limnology and water quality management*, Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 213-288.

Takino, M., M. H. Mair y D. Camargo dos Santos, 1985, "Limmnología da represa do Broa, Pindamonhangaba, São Paulo, Brasil", *i Qualidade da agua. B. Int. Pesca*, 12(2): 67-76.

Talling, J. F. y D. Driver, 1963, "Some problems in the stimation of chlorophyll a in phytoplankton", *Proc. Conf. Primary Production Measurement Marine Freshwater*, University of Hawaii, U.S., Atomic Energy Commission, TID 7633: 142-146.

_____ *et al.*, 1973, "The upper limitit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from, Ethiopian soda lakes", *Freshwat. Biol.*, 3: 53-76.

Tanji, S., M. Mishima y R. Pozzi, 1983, "Cultivo de *Chlorella ellipsoidea* S-1 en sacos plásticos" *B. Inst. Pesca*, 10 (único): 9-16.

Teixeira, Clovis. 1973, "Introdução aos métodos para medir produção primária do fitoplâncton marinho" *Bolm. Inst. Oceanogr.*, 22: 59-92

Thienemann, A., 1926, "Der Nahrungskreislauf im Wasser", *Verh. Deutsch. Zool. Gesell.*, 31: 29-79.

Thiery, A., 1978, "Étude des communautés d'invertebrés aquatiques dans différents biotopes des marais du Plan du Bourg. Thèse de specialité, Université de Droit, d'Économie e des Sciences de Marseillle" en: M. Alonso, «Las lagunas de la España peninsular», *Limnetica*, 15: 1-176.

Thornton W. K., B. Kimmel y F. E. Payne (eds.), 1990, *Reservoir limnology: ecological perspectives*, Nueva York, Wiley.

Thunmark, S., 1945, "Zur Soziologie des Süsswasserplanktons. Eine methodologisch-ökologische Studie", *Folia Limnol. Scandin.*, 3, 66 p.

Timms, B. C., 1992, *Lakes Geomorphology*, Sidney, Gleneagles Publishing.

Toledo, A. P. *et al.*, 1983, *A aplicação de modelos simplificados para a avaliação de processos de eutrofização em lagos e reservatórios tropicais*, Camboriú, XIX Congresso Interamericano de Engenharia e ambiental, 35 p.

Tollinger, M. Sr. y S. St. Annuziata, 1911, "Die geographische Verbreitung der Diaptomiden", *Zool. Jb. Abt. Syst. Geogrg. Biol.*, en: M. Alonso, Las lagunas de la España peninsular, *Limnetica*, 15: 1-176.

Tundisi, J. G., 1977, *Produção primaria, "standing stock", fracionamento do fitoplancton e factores*

ecológicos em ecossistema lacustre artificial (represa do Broa, São Carlos), São Paulo, USP.

_____, 1981*a*, "Shallow waters in South America: present knowledge and perpectives for future research and management", en: *Dinamics of continental wetlands and water bodies*, URSS, Scope/UNEP, p. 12-26.

_____, 1981*b*, "Tipology of reservoirs in southern Brazil", *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 21:1.031-1.039.

_____ y K. Hino, 1981*c*, "List of specics and growth seasons of phytoplankton from Lobo Broa Reservoir", *R. Bras. Biol.*, 41:63-68.

_____, 1984, "'Estratificação hidráulica' em reservatórios e suas conseqüências ecológicas", *Cienc. Cult.*, 36(9): 1.489-1.496.

_____, 1984, *Metodologia das medidas de produção primária do fitoplâncton em ecossistemas aquáticos. Laboratório de Limnologia*, I Curso International Avançado de métodos em Limnologia, São Paulo, Universidade Federal de São Carlos.

_____, 1985, "Represas artificiais: perspectivas para o controle e manejo da qualidade da água para usos múltiplos", *Anais do VI Simpósio Brasileiro Hidrologia e Recursos Hídricos*, São Paulo, 4: 38-59.

_____ y K. Hino, 1986*a*, "The Lobo (Broa) ecosystem", *Ciência Interamericana*, 25: 18-31.

_____, 1986*b*, "Ambiente. Represas e Barragens", *Ciencia Hoje*, 5(27): 49-54.

_____, 1999, "Reservatórios como ecosistemas complexos: teoría, aplicações e prespectivas para usos múltiplos", en: R. Henry (ed.), Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais, Botucatu, Fundibio: Fapesp, pp. 19-38.

_____, *et al.*, 1977, "Primary production standingstock of phytoplankton and ecological factors in a shallow tropical reservoir (represa do Broa, São Carlos, S.P.)", *Sem. Medio Ambiente y Represas*, 1:138-172.

Tundisi, M., 1986, "Latitudinal distribution of calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil", *Rev. Bras. Biol.*, 46: 527-553.

Universidad del Norte, 1986, *Memoria del Foro sobre Contaminación del río Magdalena y sus Alternativas de Solución*, Barranquilla, Colección Archivo, Ediciones Uninorte.

Universidad de los Andes, 1997, *Humedales de Venezuela*, Mérida, Talleres, Publicación n.º 5.

Uribe, A. y G. Roldán, 1975, "Estudio comparativo de algunas características fisicoquímicas y biológicas del embalse El Peñol (Nare)", *Actual. Biol.*, 4(11): 2-12.

Usinger, R. L., 1956, *Aquatic insects of California*, Berkeley, University of California Press.

Valderrama, B. M., 1984, "Análisis de la situación actual y perspectivas de desarrollo pesquero en embalses de Colombia", *Divulgación Pesquera*, XXII (2, 3, 4): 72-91.

_____, 1987, "Análisis de la situación actual y prespectivas de desarrollo pesquero en embalses de Colombia", *Divulgación Pesquera*, 22: 73-91.

Van Donselaar, J., 1968, "Water and marsh plants in the artificial Brokopondo lake (Surinam, South America) during the first three years of its existence", *Acta Bot. Neer.*, 17: 183-196.

Vannote, R. L. *et al.*, 1980, "The river continuum concept", *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.

Vanzolini, P. E., 1964, *Historia natural de organismas aquaticos do Brasil*, São Paulo, Bibliografía Comentada, Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo.

Vásquez, E., 1984, "Estudio de las comunidades de rotíferos del Orinoco medio, bajo Caroní y algunas lagunas de inundación (Venezuela)", *Soc. Cien. Nat. La Salle*, tomo XLIV (121): 95-108.

_____, 1984, "El zooplancton de la sección baja de un río de aguas negras (río Caroní) y de un embalse hidroeléctrico (Macagua I), Venezuela", *Soc. Cien. Nat. La Salle*, tomo XLIV (121): 109-129.

_____ y L. Sánchez, 1984, "Variación estacional del plancton en dos sectores de río Orinoco y una laguna de inundación adyacente", *Soc. Cien. Nat. La Salle*, tomo XLIV (121): 11-31.

Vásquez, L. F., 2004, *Determinación de la dinámica del fósforo en el embalse La Fe*, Medellín, Trabajo de grado, Universidad de Antioquia.

Velásquez, J., 1994, *Plantas acuáticas vasculares de Venezuela*, Caracas, Universidad Central de Venezuela.

Victoria, G. y L. García, 1983, "Efectos del desarrollo hidroeléctrico sobre las poblaciones de peces de ríos con planicie inundable", en: A. Ramos y G. Corredor (eds.), *Sistemas de acuicultura para Colombia*. Simposio Universidad de Caldas, Manizales, Publicaciones. Icfes: 99-114.

Viña, M. S. y S. Duque, 1999, "Silica-scaled chrysophytes from the Amazonian region in Colombia", *Nova Hedwigia*, 69(1 ,2): 151, 162.

Villalobos, L., 1994, *Zooplankton of Andine temperate lakes of South-America, with special emphasis on the* Daphnia *species: taxonomy, geographical distribution, ecology and functional morphology of the filtering apparatus*, Alemania, Tesis de doctorado, Universidad de Konstanz, 192 p.

Villegas, N., 1997, *Predicción de la tasa de consumo de oxígeno por sedimentos en el futuro embalse Porce II*, Medellín, Tesis de maestría, Universidad de Antioquia.

Vollenweider, R. A., 1968, *Scientific fundamentals of the eutrophycation of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factor in eutrophycation*, Paris, Organization for Economic Cooperation and Development, 192 p.

_____, 1979, "Das Nährstoffbelastungskonzept als Grundlage für den externen Eingriff in den Eutrophierung-sprozess stehender Gewässer und Talsperren", *Z. Wasser-u. Abwasser-Forschung*, 12: 46-56.

Warren, C. E., 1971, *Biology and Water Pollution Control*, Filadelfia, W. B. Saunders Company.

Warwick, F. *et al.*, 1984, "Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): Application of Physiological bioassays", *Limnol. Oceanogr*, 29(3): 540-551.

Washington, H. U., 1984, "Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems", *Water Res.*, 18(6): 653-694.

Watanabe, T., 1985, *Étude de la relation entre le peryphyton et la qualité chimique de l'eau des riviers: utilisation de bioessais "in situ" (Substrats artificiels) pour caractériser l'état de pollution des eaux*, tesis de doctorado, Universite Paul Sabatier de Toulouse.

Wedler, E., 1973, "Die hydroiden der Ciénaga de Santa Marta (Kolumbien) und eineges zu ihrer ökologie", *Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Inv. Cient.*, 7: 31-39.

_____, 1998, *Introducción en la acuacultura con énfasis en los neotrópicos*, Santa Marta, Litoflash.

_____ *et al.*, 1978, *Ostricultura en la Ciénaga Grande de Santa Marta*, Santa Marta, Invemar.

Weibezahn, F. *et al.*, 1970, "Estudio morfométrico e hidrográfico de dos lagunas en los Andes de Venezuela", *Bol. Soc. Venezolana Cien. Nat.*, 28:447-455.

Welch, P. S., 1935, *Limnology*, Nueva York, McGraw-Hill.

Welch, P. S., 1948, *Limnological methods*, Nueva York, McGraw-Hill, 381 p.

Weldon, L. W., R. D. Blackburn y D. S. Harrison, 1973, *Common aquatic weeds*, Nueva York, Dover Publications, Inc.

Wessenberg-Lund, 1939, *Biologie der Süsswassertiere. Wirbellose Tiere*, Viena, Tradu. O. Storch Springer.

_____, 1980, *Biologie der Süsswasserinsekten*, Berlín, Verlag J. Springer.

Westlake, D. F., 1963, "Comparisons of plant productivity", *Biol. Rev.*, 38: 385-425.

Wetzel, G. R., 1975, "Primary production", en: B. A Whiton (ed.), *River ecology*, Oxford, Blackwell Scientific Publs., pp. 230-247.

_____, 1979, "Periphyton measurements and applications", en: R. L. Wetzel (ed.), *Methods and measurements of periphyton communities: a review*, Filadelfia, American Society for Testing and Materials, special technical publication 690.

_____, 1981, *Limnología*, Barcelona, Ediciones Omega, S. A.

_____, 1983*a*, (ed.), *Periphyton of freshwater ecosystems*, La Haya, Dr. W. Junk Publishers.

_____, 1983*b*, *Limnology*, Nueva York, 2.ª ed., Saunders College Publishing.

_____ y G. E. Likens, 1979, *Limnological analysis*, Filadelfia, W. B. Saunders Co.

_____, 1991, *Limnological analysis*, Berlín, 2.ª ed. Springer Verlag.

_____, 2000, *Limnological analysis*, 3.ª ed. Berlín, Springer Verlag.

_____, 2001, *Limnology: lake and river ecosystems*, San Diego, Academic Press.

Whipple, G. C. y M. C. Whipple, 1911, "The solubility of oxygen in sea water", *J. Amer. Schem. Soc.*, 33: 362-365.

Whitton, B. S., 1975, "River ecology", *Stud. Ecol.*, 2: 1-725.

Whittaker, R. H. y G. E. Likens, 1973, "Carbon in the biota", en: W. J. Mitsch (ed.) *Global wetlands of old and new*, Elsevier Science B.V.

Wiedeman, U. H., 1973, "Reconnaissance of the Cienaga Grande de Santa Marta, Colombia: Physical Parameters and Geological History", *Mitt. Inst. Colombo-Aleman. Invest. Cient.*, 7: 85-119.

Weiberg, S., 1976, "Submarine daylight and ecology", *Mar. Biol.*, 37: 291-304.

Williamson, E. B., 1918, *A collecting trip to Colombia, South America*, University of Michigan, Museum of Zoology, Miscellaneous Publications.

Wolf, M., U. Matthias y G. Roldán, 1989, "Estudio del desarrollo de los insectos acuáticos su emergencia y ecología en tres ecosistemas diferentes en el departamento de Antioquia", *Actual. Biol.*, 17(63): 2-27.

Wunderlich, W. O. y R. A. Elder, 1973, "Mechanics of flow through man-made lakes", en: Ackerman *et al.*, *Man-made lakes: their problems and environmental effects*, Washington D. C., American Geophysical Union.

Zaiss, U., 1976, *Physiologische and ökologische Untersuchungen zur Regulation der Phosphotscherung bei Oscillatoria redekei*, Kiel, Kiel Universität.

Zamora, H. y E. Roesler, 1995, "Descripción morfológica y taxonómica de una nueva especie de *Anacroneuria* (Insecta-Plecoptera)", *Rev. Asoc. Col. Cien. Biol.*, 9 (4-2): 85-98.

_____, 1997, "Número de estadios nayadales, ciclo biológico y patrón de crecimiento de *Anacroneuria caucana* (Insecta, Plecoptera)", *Unicauca Ciencia*, 2: 15-24.

Zúñiga de Cardozo, M. C., M. Rojas y G. Caicedo, 1997, "Indicadores ambientales de calidad del agua en la cuenca del río Cauca", en: Facultad de Ingeniería Sanitaria, *Bioindicadores ambientales de la calidad del agua*, Cali, Universidad del Valle.

Índice analítico

A

acidez del agua, 204, 205, 211
ácido sulfúrico, 374-376
acuicultura, 4, 32, 39, 42, 251, 254, 307, 308, 392
  bases limnológicas de la, 387
  campesina, 391
  Colombia, en, 391
  definición de, 387
  neotrópico, en el, 395
  trópico, en el, 391
  zonas templadas, en, 391
adaptación,
  biológica, 357
  ecológica, 357
agua(s), 15
  abiertas, 257, 258
  ácidas, 206, 235, 260, 262, 264, 371
  ácido sulfhídrico en el, 32
  aeróbicas, 234
  agitadas, 260, 261
  aluminio en el, 253
  amonificación en el, 245, 246
  amonio en el, 241
  anaeróbica, 372
  aniones en el, 223, 225, 228, 232, 234, 236
  anóxica, 135
  arcillas en el, 253
  atmosférica, 373
  azufre en el, 234
  bacteriófagos en el, 382, 383
  bajas, 90, 337
  balance global del, 21
  beneficios del, 4
  blancas, 95, 96, 338
  blandas, 230, 231, 389
  calcio en el, 229
    importancia del, 230
  calidad (del), 230, 233, 299, 339, 340, 341, 343, 349, 359, 362, 387-390
  bacteriológica, 377, 380
    Brasil, en, 380
    métodos para medir la, 377
  clases de, 343, 346
  definición de, 349
  diagnóstico de la, 381
  indicadores de la, 362
  mapa de, 343, 345
  medida de, 340
  método de clasificación de la, 363, 364
  perifiton como indicador de la *v.* peritifon, indicador de la calidad del agua, como
cálidas, 90
calor (en el), 157, 160, 166
  cantidad de, 157, 175
  conservación del, 166
  difusión del *v.* agua(s), conducción en el, efecto del, 157
calor específico del, 15
cambios en la resistencia termal del, 159, 160
capacidad buffer del, 228, 229
carbonato(s) (en el), 228
  calcio, de, depósitos de *v.* limo
carbono inorgánico disuelto en el, 198, 200, 208, 209
  medición de las formas del, 201
  v. t. agua(s), dióxido de carbono (en el)
carbono orgánico (en el), 212, 215, 219
  ciclo del, 213
  coloidal, 212
  detrítico, 212
  disuelto, 24, 212, 215-218
    concentración de, 215-217, 219
    disminución del, 218
    formas de, 216
    fuentes principales de, 215
    importancia del, 216

particulado, 26, 212
biota, de la, 212
detrítico, 212, 214, 215
total, 212
total, 212, 215, 219
cationes en el, 223, 228-230, 232, 233, 236
ciclo hidrológico del, 19, 22
fases principales del, 19
claras, 86, 96, 220, 279, 340
clasificación de las, 378
según sus usos, 380
cloacales, 373
cloruros en el, 236
concentración de, 236
determinación de la cantidad de, 236
cobalto en el, 239
cobre en el, 239, 351
colifagos en el, 382, 383
color(es) del, 155, 156, 217, 219, 220, 390
materiales que dan el, 156
medición del, 156
conducción en el, 157, 158
conductividad del, 202, 204, 208, 389
conductividad eléctrica en el, 33, 224-228, 236
medida de, 225
v. t. ciénaga(s), conductividad eléctrica en; embalse(s), conductividad eléctrica en; lago(s), conductividad eléctrica en
constante de ionización del, 204
contaminación del *v.* contaminación, agua, del
contenida en el planeta, 77
continentales, 3, 4, 19, 21, 50, 230
distribución de las, 19
densidad del, 15-18, 101, 158-160, 162, 163, 165
desestratificación(es) (del), 165, 169
térmica, 169
desnitrificación en el, 243, 245-247
destilada, 147, 149, 150, 182, 199, 219
diagnóstico y tratamiento de las, 381
dióxido de carbono (en el), 198, 388
agresivo, 200, 201
coeficiente de transporte del, 198
disolución del, 198
fuentes primarias del, 198
libre, 199, 201-203, 209-211
medición del, 201, 202
papel del, 198
solubilidad del, 198, 199
coeficiente de, 198
v. t. agua(s), carbono inorgánico disuelto en el; dióxido de carbono
dulce(s), 24, 32, 49, 58, 95, 97, 99, 100, 102, 103, 106-109, 123, 158, 176, 182, 198, 211, 223, 224, 229, 236-238, 243, 257-263, 265, 266, 269, 271, 282, 289, 299, 302, 304, 334, 376, 387, 389, 393, 396-398
composición química de las, 224
dura(s), 230, 231, 233, 264
dureza (del), 34, 229-231, 389
calcio y magnesio, de, 232
cálculo de la, 233
carbonada, 232
causas de la, 232
clasificación de la(s), 232
según la, 230
iones causantes de, 232
métodos de determinación de la, 233, 234
no carbonada, 232
permanente, 232
temporal, 232
unidades de medición de la, 232
escorrentía, de, 19, 41, 79, 89, 105, 109, 226, 227, 229, 238
estabilidad térmica de las, 159, 162, 164, 165, 172, 177
definición de, 163
índices de, 164
estado ecológico de las, 340
factores esenciales para determinar el, 340
estado trófico del, 154, 155, 186, 188, 189, 220, 221
clasificación del, 154, 155
índice de, 154, 155
estancadas, 393
estanques (de), 389, 394, 397, 398
abonamiento de los, 388
aireación de los, 398
campesinos, 394
construcción de, 391
diseño de los, 387
engorde, 398
entrada de los sedimentos a los, 390
familiares, 393
pequeños, 391
poco profundos, 391
precriadero, de, 397
estratificación(es) (del), 159, 160, 169
estable, 160, 177
invierno, de, 166
períodos de, 167
térmica, 158-160, 163, 164, 166, 169, 170, 172, 173
directa, 160, 166
estuarinas, 182, 266
eutróficas, 250, 267, 304, 306
evaporación del, 15, 17, 19, 21, 132, 390
calor latente de, 15
fosfatos en el, 250
fósforo (en el), 240, 251
ciclo del, 250-253
concentración de, 254
determinación del, 254
liberación del, 254
origen del, 240

precipitación del, 253
sedimento de, 253
v. t. fósforo
frías, 90, 130, 131
fusión del, 15
calor latente de, 15
gases (en el), 180
disueltos, 31, 180, 198
v. t. ecosistema(s), acuático(s), factores abióticos de los
presión parcial de, 184
saturación de, 184
hierro (en el), 237, 253, 375, 390
férrico, 375
ferroso, 371, 375
v. t. hierro
hipereutróficas, 279
hipolimnéticas, 198
iones (en el), 33, 223, 227, 228, 238, 240, 249, 340, 389
composición de los, 223
negativos *v.* agua(s), aniones en el
orígenes y comportamiento de los, 227
positivos *v.* agua(s), cationes en el
lentas, 84
limpias, 299, 333, 339, 340, 341, 360-362
lluvia(s), 78, 199, 200, 227, 237, 363
lóticas, 77
v. t. río(s)
luz en el, 146-149, 293, 390
atenuación de la, 144, 148-154
coeficiente de, 148-150, 152, 153
extinción de la, 156
intensidad de la, 148, 151
magnesio en el, 229, 230
v. t. magnesio
manganeso en el, 239, 253, 376
oxidación del, 376
mar, de, 15, 32, 40, 99, 101, 103, 158, 182, 209, 210, 216, 224, 262, 266
salinidad de, 224
material orgánico (del), 194, 212
concentración de, 212
disuelto, 212
oxidación del, 194
particulado, 212
total, 212
mercurio en el, 351, 352
metales pesados en el, 351, 366
micronutrientes en el, 238
microorganismos en el *v.* microorganismos, agua, en el
molécula del, 17
molibdeno en el, 239
movimientos del, 294
naturales, 206, 209, 216, 223, 228, 232, 234
negras, 294, 337, 349, 350, 353, 355, 356, 363, 368, 369
neotrópico, en el, 206, 207
nitratos en el, 241
nitrificación en el, 245
nitrito en el, 241
nitrógeno en el, 240, 246, 249
asimilación del, 244
excresión del, por organismos acuáticos, 243
fijación del, 243
algas verdeazules, por, 244
bacterias, por, 244
formas del, 241
determinación de las, 248
fuente principal del, 240
importancia del, 240
v. t. nitrógeno
nutrientes en el, 294, 338, 355
oligotróficas, 224, 250, 265, 267, 297
oxigenadas, 241
oxígeno (en el), 180, 246, 295, 371, 388
concentración de, 181-184, 186-190, 197
consumo de, 181, 186, 187, 194-197
demanda bentónica de, 182, 195, 196
factores que afectan la, 196
demanda bioquímica de, 182, 190, 194-196, 355, 384, 388
nitrificación en la, 182, 190, 192, 194, 195
tras cinco días, 190, 192, 194, 195, 362, 374, 391
demanda química de, 194, 195, 197, 219, 220
difusión del, 184
coeficiente de, 184, 185
disuelto, 181, 182, 185, 197, 340, 349, 350, 357, 362
balance de, 181
fenómenos que interactúan en el, 181
porcentaje de saturación de, 185
factor de consumo de, 181
fuentes de, 181
saturación de(l), 181, 186, 208
sobresaturación de, 182
solubilidad del, 182, 183, 185
v. t. lago(s), oxígeno en (un) (los); oxígeno
pesada, 18
pH en el *v.* agua(s), potencial de hidrogeniones (del),
plantas de tratamiento del, 195
plomo en el, 351
polución del, 349
potable, 108, 120, 350
potasio en el, 236
potencial de hidrogeniones (del), 198, 200, 201, 202, 204, 205, 207, 208, 226, 229, 234, 294, 340, 371, 389
ácido, 205

alto, 205
valores de, 205, 206
v. t. potencial de hidrogeniones
precipitación del, 19, 21, 26, 132
presión atmosférica en el, 182
profundidad del, 160
propiedades físicas del, 15
pura, 15, 16, 32, 147, 155-157, 204
radiación solar en el, 143, 147, 157, 166
absorción de la, 147-152, 154, 157, 158
dispersión de la, 147, 148, 152-154
v. t. radiación, solar
rápidas, 84
residuales, 350, 365, 366, 368, 369, 374, 376, 378, 381, 383, 384
análisis bacteriológicos de, 385
toma de muestras para, 385
tratamiento (de las), 383
aeróbico, 383, 384
anaeróbico, 384
anóxico, 383
aspectos microbiológicos del, 383
digestión anaerobia, por, 384
filtros percoladores, con, 384
lagunas de estabilización u oxidación, con, 384
lodos activados, con, 384
procesos para el, 383
v. t. agua(s), sistemas de tratamiento y depuración de
salada(s), 102, 108, 176, 224
salina, 97
salinidad del, 16, 32, 33, 159, 175, 182, 225, 236, 389
saturada, 180
sílice en el, 238
sistemas de tratamiento y depuración de, 363, 381, 383
lagunas de estabilización o de oxidación, 365, 384
lagunas de fotosíntesis *v.* agua(s), sistemas de tratamiento y depuración de, lagunas de estabilización o de oxidación
plantas acuáticas en el control de la contaminación, 366, 367, 369
planta de lodos activados, 363, 365, 366, 384
tratamiento biológico, 363
v. t. agua(s), residuales, tratamiento (de las)
sobresaturación del, 185
sodio en el, 236
sólidos (en el), 157
clasificación de los, 157
distribución de los, 157, 158
disueltos, 33
totales, 224, 225, 226
v. t. ecosistema(s), acuático(s), factores abióticos de los
división en cuanto al tamaño de los, 157
subterránea(s), 21, 33, 56, 77, 198, 200, 216, 224, 372
sulfatos en el, 234
métodos de determinación de, 235
valores de los, 234
superficial(es), 372, 373
Suramérica, en, 21
sustrato en el, 294
temperatura del, 15-18, 32, 159, 160, 162, 166, 171, 180-182, 186, 199, 201-203, 206, 229, 292, 340, 370, 388
templadas, 90
tensión superficial del, 16, 17
termales, 60, 78, 80, 234, 262, 292, 293, 370, 371
tiempo de residencia del, 389
trabajo del viento y las, 158-160, 162, 163, 165, 169, 178
transparencia de las, 150-155, 162, 169
trópico, en el, 154, 354, 388
turbiedad (del), 154-158, 184, 201, 390
alóctona, 156
autóctona, 156
definición de, 156
medición de la, 156, 157
métodos colorimétricos para la, 156
origen
antropogénico de la, 157
natural de la, 157
papel de la, 157
unidad
Jackson de, 156
nefelométrica de, 157
valores de, 156
turbulenta, 281
ultraoligotróficas, 279
v. t. ecosistema(s), acuático(s)
vanadio en el, 239
viscosas, 83
viscosidad del, 16, 17
yodo en el, 239
zinc en el, 239, 351
alcalinidad, 200-204, 206-208, 228, 229, 232, 388
definición de la, 209
determinación de la, 209
titulación de la, 209, 210
total, 210, 211
alga(s), 17, 24, 26, 29, 33-35, 37, 38, 43, 118, 128, 129, 139, 140, 143, 151-153, 166, 167, 187-190, 196, 206, 234, 235, 238-241, 243, 244, 250, 251, 253, 254, 258, 262, 263, 267, 279, 289-291, 293, 294, 296, 298, 299, 300, 302, 308, 319, 322, 331, 334, 336, 350, 351, 355, 362, 365, 370, 374, 384
bentónicas, 43, 105
caroficea, 229
carofitas, 257

cianofíceas, 216, 244
clasificación de las, 299
desmidiáceas, 294, 297
diatomáceas, 238
diatomeas, 118, 155, 238, 252, 258, 265-267, 281, 283, 291, 294-297, 300, 305, 306, 331, 334
ensambles de, 290, 299
epifitas, 201, 252
eulitorales, 28
filamentosas, 291, 299, 300, 331
flageladas, 220
fotosintéticas, 370
marinas, 239, 374
nutrientes de las, 294
pardas, 257, 294
pardoamarillentas, 265
perifitas, 28, 299, 300
planctónicas, 43, 280, 299
rojas, 257, 294
sulfurosa, 235
unicelulares, 260, 263
verde(s), 153, 252, 263, 274, 294, 297, 299, 305, 358, 384
colonial, 153
verdeazules, 155, 239, 243, 244, 262, 264, 268, 294, 384
v. t. perifiton
Amazonas (región), 9, 10, 226, 247, 320, 337
amixis, 174
arrecifes coralinos, 104
asociación, 261
atelomixis, 177, 178
completa, 177
parcial, 134, 177
autotrofia, 37
azolve, 374
azufre, 33

B

bacteria(s), 26, 28, 34, 35, 37, 38, 212-214, 216, 234, 235, 238, 239, 243-246, 250, 252, 289-291, 296, 297, 351, 358, 363, 368, 370
acetogénicas, 384
acidófilas, 371
acuáticas, 363
genuinas, 372
aeróbicas, 245
amonificantes, 245, 246
anaerobias, 375, 384
anaeróbicas, 245, 371
facultativas, 246
autotrófica, 235
clases de, 373
coliformes, 376, 378, 380-382
fecales, 378-382
totales, 377-380, 382
esporógenas, 373
fermentativas, 384, 385
hidrolíticas, 384
férricas, 371
ferruginosas, 253, 376
fijadoras de nitrógeno, 242
filamentosas, 374-376, 384
fotoautotróficas, 372
fotosintetizadoras, 252
fuentes de, 372
géneros de las, 243, 244
gramnegativas, 373, 374
grupo nitrobacter, 243
heterótrofas, 375
heterotróficas, 372, 376
aerobias, 181
hierro, del, 372, 375
precipitadoras, 375, 376
medio ambiente de las, 372
metanógenas, 371
metanogénicas, 385
naturales del agua, 373
nitrificantes, 190, 193
origen, de
fecal, 107
intestinal, 373
oxidantes, 235, 371, 374, 375
azufre, del, 374
papeles de las, 374
parásitas, 372
patógenas, 377, 382
púrpura(s), 235, 372, 374
sulfurosas, 374
quimioautotróficas, 372
quimiolitrotróficas, 245
quimiosintéticas, 238
reductoras de sulfato, 235, 374
saprofitas, 372
suelo, del, 373
sulfurosas, 234, 235, 370, 371, 376
oxidantes, 235
verdes, 235
termófilas, 371
vaina, con, 376
verdes, 370
bacterioplancton, 34, 151, 155
bentos, 36, 129
bioacumulación, 351
biodegradabilidad, 354
biodegradación, 354
biofilm *v.* biopelícula
Biological Monitoring Working Party, 341
Colombia, 341, 342, 346
biopelícula, 290
fases de la formación del ensamble de especies en la, 290

agrupamiento, crecimiento y formación de la matriz extracelular, 290
colonización, 290
crecimiento de la matriz, 291
biosíntesis, 36
bioturbación, 196
BMWP/Col *v.* Biological Monitoring Working Party, Colombia
BMWP *v.* Biological Monitoring Working Party
briófitos, 24
buffer,
sistema, 206, 207
solución, 208, 209

C

calcio, 33
caldo lactosado verde bilis brillante, 377
calidad del agua *v.* agua(s), calidad (del)
camarón(es), 105, 107, 387, 389, 390, 396-398
agua dulce, de, 396-398
cultivo de, 397
mar, de, 396, 397
carbono
inorgánico disuelto, 26
orgánico
disuelto, 24, 26
particulado, 26
cascadas, 86, 90
celda fotoeléctrica, 144
charcas, 66
requisitos para los colonizadores de las, 66, 67
ciclomorfosis, 301, 304, 305, 306
CID *v.* agua(s), carbono, inorgánico disuelto en el
ciénaga(s), 49, 109, 168, 206, 247
Ayapel, 169
Bajo Magdalena, 228, 248
Colombia, en, 63, 169, 207, 299
conductividad eléctrica en, 226
v. t. agua(s), conductividad eléctrica en el
definición de, 63
El Guájaro, 169
estratificación de una, 169
Grande de Santa Marta, 13, 59, 65, 68, 98-100, 103-105, 107-109, 396, 397
Guarinocito, 12
importancia ecológica de las, 64
Jotaudó, 155
La Reina, 155
Man, del, 169, 170
origen fluvial, de, 63
origen meándrico, de, 68
Perancho, de, 193
perifiton en las, 299
tipos de, 63, 67
trópico, en el, 152, 169, 170, 175, 227, 238, 247, 252
zonas ecológicas de las, 63
circulación de corto circuito, 250, 252
cladóceros, 301, 302, 305, 307
clorobacterias, 372
clorofila, 33, 95, 125, 129, 139, 145, 152, 153, 230, 273, 274, 278, 285
a, 153, 219, 262, 263, 265, 266, 273, 275-277
b, 263, 266
c, 265, 266
cálculo de la concentración de, 275
extracción de la, 275
método para estimar la, 275
CLVBB *v.* caldo lactosado verde bilis brillante
CO_2 *v.* dióxido de carbono
COD *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), disuelto
coeficiente
absorción vertical, de, 147
difusión del calor, de, 157, 158
Poole y Atkins, de, 149-151
comunidad, 261
conductímetro, 225
cono de Imhoff, 157
constante solar, 144, 146
contaminación, 21, 107, 110, 132, 157, 182, 183, 194, 225, 236, 238-240, 268, 296, 332, 339, 340, 342, 349, 373, 382, 390, 396, 397
agrícola, 33, 240, 251, 350-352, 354, 391
agua, del, 299, 334, 336, 340, 342-344, 346, 349, 360, 361, 376, 377, 380-382, 385
efectos de la, 354
fuentes de, 350
aspectos
biológicos de la, 356, 357
químicos y bioquímicos de la, 354
doméstica, 33, 227, 238, 247, 251, 340, 349, 350, 355, 356, 363, 382
efectos de la, 358
excrementos, con, 373, 381, 382
historia de la, 350
indicadores de, 263, 334, 373, 382
procedimientos de búsqueda de, 382
industrial, 33, 107, 227, 238, 240, 247, 251, 335, 340, 349-356, 363, 366, 368, 381, 391
materia orgánica, con, 167, 236, 300
minería, por, 350-352
natural, 350
orgánica, 240, 267, 294, 333-335, 342, 361
química, 300
contaminante(s), 354, 356, 357, 381
origen del, 349
tipos de, 350
actividades mineras, 352
contaminación térmica, 353
detergentes, 353
radioactividad, 353
sales, 353
sedimentos, 355
sólidos en suspensión, 350
sustancias tóxicas, 351
Convención Ramsar, 40, 44
COP-biota *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), particulado, biota, de la,
COP-detrítico *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), particulado, detrítico
copépodos, 301, 302, 305-307
subórdenes de los, 305
COPT *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), particulado, total
COP *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), particulado
costa,
Atlántica colombiana, 19
corrientes marinas en la, 60
forma local de la, 61
levantamientos y hundimientos locales y regionales de la, 60
mareas alta y baja en la, 60
ondas y olas en la, 59, 63
Pacífica colombiana, 19
resaca en la, 60, 63
COT *v.* agua(s), carbono orgánico (en el), total
criptodepresiones, 74, 75
cuanto(s) de energía, 143-145
cuantómetros, 144, 149
cuenca hidrográfica, 340

D

DBO_5 *v.* agua(s), oxígeno (en el), demanda bioquímica de, tras cinco días
DBON *v.* agua(s), oxígeno (en el), demanda bioquímica de, nitrificación en la,
DBO *v.* agua(s), oxígeno (en el), demanda bioquímica de
DB *v.* agua(s), oxígeno (en el), demanda bentónica de
DDT *v.* dicloro difenil tricloroetano
delta(s), 87, 92, 99
Amazonas, del, 100
detrito(s), 23-27, 37
alóctonos, 23, 27
autóctono, 23
fuentes de, 24
descomposición como, 25
organismos muertos como, 24
dicloro difenil tricloroetano, 351, 352
dinámica de las poblaciones y comunidades acuáticas, 38
dióxido de carbono, 32, 198, 318
distrofia, 217
grado de, 217
DQO *v.* agua(s), oxígeno (en el), demanda química de

E

ecosistema(s), 19
acuático(s), 15, 16, 111, 123
circulación de la materia en el, 30
comunidades en los, índices en el estudio de, 360
distribución de la vida en los, 34
estabilidad y productividad de los, 30
estructura y funcionamiento del, 19
estudios en Colombia sobre, 173
evolución estructural del, 30
factores abióticos de los, 30
v. t. agua(s), gases disueltos en el; agua(s), sólidos (en el), disueltos; luz, solar, penetración de la
factores bióticos de los, 34
leníticos en Colombia, 272
mantenimiento de los, 19
metabolismo del, 36, 38, 198, 225, 228
etapas del, 37
neotrópico, en el, 226-228, 230, 247, 248
nutrientes de los, 240, 247
valores promedio de, 248
perifiton, como componente de los *v.* perifiton, componente de los ecosistemas acuáticos, como
productividad (del) (en los) (del), 262
balance ecológico, y, 34
primaria, 157, 240
secundaria, 34
temperatura en los, 143
trópico, en el, 156, 236, 238
v. t. agua(s)
autotrófico, 36
Bennett, W. A. C., 115
efímeros, 99
equilibrio dinámico del, 30
eutróficos, 337
flujo de energía en los, 157
heterotrófico, 37
leníticos *v.* lago(s)
lótico, 111
oligotróficos, 217, 337
tensión de los, 123
terrestre, 15, 16, 111
tipos de dinámica de un, 30
externa, 30
interna, 30
efecto estufa, 129
embalse(s), 71, 74, 111, 165, 206
Aguas Claras, 139
agua de los, 112, 135

calidad del, 130
columna de, 137
salida(s) (del), 116, 130
alta, 130
baja, 130, 131
intermedia, 130
tipos de, 130, 131
volumen del, 135
Akosombo, 115
Alecrim, 139
Alto Anchicayá, 117, 133, 134
Amaní, 139
América Latina, en, 115, 116
Antioquia, de, 248
aspectos principales de un, 111
Aswán, 115
Ataturk, 115
atmósfera, y, 132
Bajo Anchicayá, 117
Barra Bonita, 139
Batista, 139
Betania, 117
biomasa de los, 112
Boguchany, 115
Brasil, de, 114, 133, 137-139, 237
Bratsk, 115
Brokopondo, 134
Bukhtarma, 115
Calima, I, 117, 133, 134, 138
Caniapiscau 3, 4 y 5, 115
Caroba Bassa, 115
centrales hidroeléctricas, con, 116, 121, 323
partes de un, 116, 118
casa de máquinas, 116
caudales, 116
presa, 116
torres de captación, 116
túneles de conducción, 116
Chapetón, 114, 115
Chisacá, 272
Chuza, 117
Colombia, en, 13, 115, 117, 119, 120, 133, 134, 137, 139, 228, 319
agua en los, 120, 122
esquemas de generación hidroeléctrica en, 119
fluctuaciones de nivel de, 120, 126
profundidades de los, 120, 124
rango altitudinal de los, 120, 122
regiones donde se ubican los, 120
tiempo de residencia en días de los principales, 120, 124
volumen total de, 120, 126
compartimentalización de los, 123
comunidades en los, 112, 121, 125
condición heterotrófica de los, 113
conductividad eléctrica en, 226
v. t. agua(s), conductividad eléctrica en el
consideraciones básicas sobre los, 120
construcción de, 111, 114, 115, 120, 130, 132, 135
costos de, 132
efectos por la, 120, 127
construidos en ríos de tierra baja con poca declividad, 125
cuenca(s) (de los), 113, 123, 135
drenaje, de, 114
Daniel Johnson, 115
definición de, 111
edad de los, 111, 135
efectos del, 125
El Peñol, 69, 113, 119, 130, 132, 133, 135, 137, 138
Estados Unidos, de, 131
estratificación (de los), 130, 133
química, 133-135
térmica(s), 112, 130, 133
Europa, de, 131
eutrofización en los, 139
factores limnológicos en los, 125
localización en el continuo del río, 125
tiempo
residencia del agua, de *v.* embalse(s), factores limnológicos en los, tiempo, retención, de
retención, de, 113, 118, 125, 126, 128-131, 133, 135, 137
finalidad del (de los), 112, 114, 120
fisicoquímica de los, 135
forma de los, 111, 113, 135
Franca, 139
fronteras de los, 123, 125
Fumaca, 139
Funil, 139
Guájaro, 117
Guarapiranga, 138, 139
Guatapé, 117
Guavio, del, 112, 117
Guri, 114, 115, 138
hidrología e hidráulica de los, 130
Hidroprado, 311
hierro en los, 237
influencia del viento en los, 112
Irtutsk, 115
Itapeva, 139
Itupararanga, 138, 139
Juqueri, 138, 139
Kariba, 115
Krasnoyarsk, 115
Kuybischeu, 132
Lagartijo, 165
La Esmeralda, 117, 138
La Fe, 117, 119, 132-134, 136, 138, 139, 181, 191, 207, 208, 264, 297
v. t. represa(s), La Fe
La Grande 2, 115
La Grande 3, 115
La Regadera, 272
localizado en la parte alta del río, 125
Itaipú, 114
mayores, del mundo, 114
mayor volumen, con, 115
meromícticos, 113
mesotróficos, 247
Miel 1, 117
Miraflores, 117, 138
multipropósito, 120
Muña, 117, 138
neotrópico, en el, 132, 137, 244
Neusa, 117, 133, 138
oligotróficos, 247
organización(es) (de los), 123
intermedia de un, 112
Oriente antioqueño, del, 291, 293, 297
origen de los, 111
Owen Falls, 115
Parque Ecológico, 139
Pedreira, 139
perifiton en los *v.* perifiton, embalses, en los
períodos de mezcla y estratificación de los, 112
Piedras Blancas, 139, 207
Playas, 117, 119, 137, 138
Ponte Nova, 138, 139
Porce II, 117, 133, 138, 139, 207
Prado, 117, 133, 138
problemas de un, 111
producción (en los), 137, 299
primaria, 112, 119, 120, 128, 129, 139
profundidad (de) (en) los, 111, 135
salida, de, 114
pulsos (en los), 129
efectos de los, 129
infrecuentes, 130
origen, de
artificial, 129
natural, 129
Punchiná, 116, 117, 119, 130, 133, 137-139
registro mundial de, 114
Riacho Grande, 138, 139
Río Grande, 117, 133, 139, 207
Río Mayo, 117
Río Piedras, 139
Rogum, 116
Rusia, de, 131
Salvajina, 117, 134, 138
San Lorenzo, 117, 119, 137-139
São José, 139
São Paulo, de, 207, 228, 247, 248
sedimento(s) en los, 112, 118, 130-133, 135
problemas de los, 131
Serraria, 138, 139
Serra da Mesa, 114, 115
Sisga, 117
situado en la mitad del continuo, 125
sulfatos en los, 234
tasa de renovación del agua en los, 112
termoclino de los, 112
Tominé, 117, 133, 138
Troneras, 117
trópico, en el, 115, 119, 129, 131-135, 138, 139, 152, 155, 156, 159, 170, 227, 247, 293, 311, 319
color(es) en los, 155
Tucurui, 114, 115
Turukhansk, 114, 115
Upper Wainganga, 115
Urrá I, 117
Ust-Llim, 115
variabilidad de los, 112
Venezuela, en, 137
Volga-V.I. Lenin, 115
Zeya, 115
zona(s) (de un), 118
lacustre, 118, 127
media *u* zona(s) (de un), transición, de presa, de *u* zona(s) (de un), lacustre riberina, 118, 127, 129
tansición, de, 118, 127, 129
u t. lago(s); represa(s)
energía solar, 143, 157
ensamble, 261
fitoplanctónico, 260, 272-274, 287
perturbación (en el), 287
intermedia, 287
perifítico, 289
epeirogénesis, 50
epilimnion, 133
epineuston, 35
espectrofotometría, 248, 249
espectrofotómetro, 156, 275, 277
espectro electromagnético, 143, 144
estaciones meteorológicas, 132
estenohalinas, 236
estratificación
hidráulica, 159
térmica, 4, 7, 9, 10, 64, 67, 95, 181, 186, 217, 283
estuario(s), 97, 176, 395
Amazonas, del, 95, 102
bahía San Francisco, 99
barras de arena, por, 99
biota del, 105
características de los, 97
circulación del agua en los, 101, 103, 105, 108
patrones de, 103
completamente mezclado, 102
cuña de sal, de, 102
definición de, 97
densidad del agua en los, 101

estratificación salina en los, 101
estratificado *v.* estuario(s), cuña de sal, de
fiordos, por, 99
Golfo de Urabá, en el, 103, 107
hipersalinización de los, 108, 109
hipersalino, 102
hiposalinización de los, 108
invertebrados en los, 105
límite de los, 99
macroinvertebrados en los, 105
mantenimiento de los, 107, 109
Marirrío, de, 103-105
mezclado *v.* estuario(s), parcialmente estratificado
modificaciones morfológicas de los, 99
origen (de los), 97, 98
tolerancia de la fauna de un, y, 105
parcialmente estratificado, 102
producidos por
procesos tectónicos, 99
valles inundados, 98
productividad en los, 104, 107
factores que afectan la, 107
valores de, 105
red trófica en un, 106
salinidad de los, 97, 99, 101-105, 108, 109
tipos de, 98, 102, 103
eurihalinas, 236
eutrofización, 26, 31, 33, 119, 123, 139, 140, 240, 247, 308, 309, 323, 337, 350, 353, 355, 356, 372, 378, 394
artificial, 123
cultural, 123

F

factores directrices proximales, 173
fenolftaleína, 201, 209
fetch, 160
filtros Whatman GF/C, 27
fiordos, 99
Canadá, de, 99
Chile, de, 99
Noruega, de, 99
fitobentos, 289
asociaciones de, 289
epifiton, 289
epiliton, 289
epipelon, 289
epizoon, 289
fitoplancton, 24, 26, 28, 34, 105, 125, 128, 129, 139, 151-153, 155, 163, 166, 167, 187, 188, 212, 213, 215, 217, 219, 220, 238, 241, 244, 249-254, 289, 297-299, 301, 306, 318-320, 396, 397
asociaciones de, 268
biomasa del, 274
definición de, 257, 258
desarrollo del, 291
especies de, 260
estrategias adaptativas del, 278, 281, 284-286
C, 283, 285, 287
R, 283, 285, 287
S, 283, 285, 287
formas y tamaños de los, 258-260
indicador biológico, como, 266
mandala del, 282
morfología funcional del, 278
producción primaria (del), 268, 272
bruta, 268, 272, 275, 276
métodos de medición de la, 268
carbono 14, 268, 271
oxígeno, del, 268, 271
neta, 268
radioactividad en el, 272
reinos del, 261
eucariota, 261, 263
división Chlorophyta, 263
división Chrysophyta, 265
división Cryptophyta, 266
división Euglenophyta, 266
división- Pyrrophyta, 266
procariota, 261
división Cianoprocariota, 261
sucesión en el, 286
primaria, 287
secundaria, 287
fósforo, 249
formas químicas del, 249
ortofosfatos, 249
polifosfatos, 249
inorgánico disuelto, 26
orgánico
disuelto, 26
particulado, 26
radiactivo, 252
soluble reactivo, 250, 252
v. t. agua(s), fósforo (en el)
fotocelda(s), 149, 151
fotón(es), 145
fotosíntesis, 30, 31, 34, 36, 37, 143-147, 153, 163, 165, 166, 175, 181, 182, 187, 188, 192, 198, 206, 216, 228, 229, 237, 239, 253, 258, 268, 271, 273, 287, 317, 318, 319, 351, 355, 365, 372, 374, 388, 389, 391
frecuencia
Brünt Väsälä, de, 164
onda luminosa, de una, 145
FSR *v.* fósforo, soluble reactivo

G

galvanómetro, 144
gases en la atmósfera, 180
gas carbónico, 31, 198
proporción atmosférica del, 198
v. t. agua(s), dióxido de carbono (en el)

H

halobacterias, 37
aeróbicas, 37
anaeróbicas, 37
haloclino, 102
hemípteros patinadores, 16, 35
hidrofotómetros, 149
hierro, 34, 375
turberas, de las, 375
v. t. agua(s), hierro en el
hipolimnion, 133
anóxico, 112, 126
hiponeuston, 36
humedal(es), 4, 23, 40, 219
características ecológicas de un, 41
clasificación (de), 44
niveles jerárquicos, según, 44
paisajística, 45
Colombia, en, 48
construidos, 41-44
criterios de valoración de los, 43
definición(es) de, 40
función de los, 42
calidad del agua, en la, 43
efecto invernadero, en el, 43
límites del, 41
naturales, 41, 42, 44
división de los, 44
productividad de los, 44
reciclaje del fósforo en, 43
tierra, en la, 41, 42
tipos de, 44, 46

I

IET *v.* agua(s), estado trófico del, índice de
índice(s),
basado en el grado de saprobiedad de Liebmann, 361
biótico, 361
Beck, de, 360
Palmer, de *v.* índice(s), polución orgánica, de
déficit de especies, de, 361
diversidad de
especies de una comunidad, de, 360, 361
Margalef, de, 360
dominancia (de)
comunidad infinita, para una, 360
Simpson, de, 360
matemático, 360
Nygaard, de, 267
polución orgánica, de, 267
sapróbico, 362
uniformidad, de, 361
isla,
Marajó, 101
Salamanca, de, 103, 107, 108, 110

L

lago(s), 4, 19, 20, 49, 68, 111, 145, 147, 150-152, 158, 165, 325
ácido-oligotróficos, 217
aguas claras, de, 220
altas montañas andinas, de, 247
altas montañas tropicales, en, 50, 55, 74, 152, 155, 169, 170, 226, 227, 238
Amazonas, en el, 52, 66, 95
América del Sur, en, 72
amícticos, 173, 174, 177
Andes, en los, 50, 52, 54, 174, 175
área de los, 50
Argentino, 72
áridos, 182
Atitlán, 52
Baikal, 50, 52, 71-73, 75
baja productividad, de, 181
Beaver, 52
Black Forest, 182
Brasil, en, 56, 65, 239, 245
Brienzersee, 52
Caldera, 52
Canadá, en, 57
Centroamérica, de, 50, 52
Chanmico, 52
Chubb, 52, 58
circulación de primavera en los, 166, 167
clasificación (de los),
base en la concentración de los compuestos nitrogenados, con, 248
concentración de fósforo, según, 254
concentración de sustancias húmicas, según, 217
Lewis, según, 176
térmica, 55, 64, 176
cloruros en los, 236
Colombia, en, 50, 52, 55, 56, 58, 59, 61, 63, 152
color(es) (de los), 155
turbiedad en los, y, 154
conductividad eléctrica en, 226
v. t. agua(s), conductividad eléctrica en el
Costa Rica, en, 53
Crater, 72, 152
Cráter Buffe, 52
Cristal, 152
cuenca de drenaje de un, 114

Deep, 52
definición de, 49
dimíctico(s), 166-168, 173, 175, 177
diseutrófico(s), 217, 220
District Water, 225
Dunmore, 52
Echo, 52
edad de los, 111
Edward, 175
Enriquillo, 11
Escocia, de, 173
estabilidad
  estratificación en los, de la, 72
  productividad de la vida en un, y, 19
  térmica de un, 163
Estados Unidos, en, 56, 57
estado trófico de los, 254
estratificación térmica (de los), 173, 176
  clases de lagos según su, 173
Europa, de, 53, 132, 248, 249
eutrófico(s), 23, 33, 38, 126, 140, 151, 153, 155, 187-189, 194, 216, 217, 219, 220, 226, 227, 244, 250, 267, 270, 308, 312, 372
Fagnano, 75
Finlandia, de, 217-220
forma de (los) (un), 67, 111, 113
  descripción de la, 71
fronteras de los, 124
George, 175
Glebokie, 24, 27
Gran Lago Salado de Utah, 50, 224, 236, 237
Guamuez *v.* lago(s), La Cocha
Gull, 190
hierro en los, 237
holomíctico(s), 159, 173
  tipos de, 173
homogeneización térmica del, 166
Hornindalsvtan, 72
húmico(s), 217, 219
Hurón, 73
interfase aire-agua en un, 23
Issyk-kul Quirguízia, 72
Izabal, 228
Januari, 95
Japón, de, 52
Java, de, 52
Kivu, 52
Kyaring, 75
Lagsee, 175
La Cocha, 12, 50, 152, 169, 207, 228, 248
La Tota, 12, 50, 53, 152, 169, 172, 207, 228, 247, 248
Le Léman, 5
Maggiore, 7
Majcz W., 24
Malawi, 72, 73
Malham Tare, 225
Maracaibo, 72
Mar Caspio, 50, 52, 72, 73
Mar Muerto, 50, 230, 234, 236
Masfelder See, 52
más profundos del mundo, 72
Matana, 72, 75
mayor volumen en el mundo, de, 73
meromíctico(s), 159, 175, 234
  tipos de, 175
mesohúmico(s), 217, 220
mesotrófico(s), 151, 188, 189, 216, 217, 244, 267, 372
México, en, 56
Michigan, 73
Mikolajskie, 24, 27
Mjösen, 75
monomíctico(s), 172
  cálidos, 173, 177
  calientes, 174
  fríos, 173, 174, 177
Moses, 52, 58
Mountain, 52
Nam, 75
naturales, 71, 206, 207
  altas montañas, de, 206, 207
neotrópico, en el, 168, 224, 244
Ngoring, 75
Nicaragua, 11, 50
Norteamérica, de, 53
Ocrida, 7
Okeechobee, 52, 56
oligohúmico(s), 217, 220
oligomícticos, 175, 206, 234
oligotrófico(s), 23, 33, 38, 129, 140, 151, 152, 155, 170, 187-189, 194, 216, 217, 219, 220, 226, 227, 244, 247, 250, 251, 267
organización vertical del, 112
origen (de los), 50, 68, 111
  acción de(l) (los), por
    ríos, 61, 68
    viento, 58
  actividad, por
    animal, 57
    línea costera, en la, 59
  acumulación de materia orgánica, por, 56
  clasificación según su, 50, 52
  creados por los hombres *v.* represa(s)
  deslizamiento del terreno, por, 52
  disolución del sustrato, por, 56, 68
  glaciar, 53, 55, 68, 152, 156, 169, 247
  inundación, por, 65, 69
  meándrico, 64
  meteorítico, 57, 68
  tectónico, 50, 68, 169
  trópico, en el, 50, 52, 56

  volcánico, 52, 68, 152, 155, 169
  zonas templadas, en las, 50, 53
oxígeno en (un) (los), 188, 189
  carga de, por los afluentes, 185
  déficit(s) (de), 189
    área hipolimnética, del *v.* lago(s), oxígeno en (un) (los), déficit(s) (de), relativo
    real, 189, 191-193
    real total, 189
    relativo, 190
    tipos de, 189
  perfil(es) (de), 187, 188
    clinógrado, 188
    heterógrado, 187
    ortógrado, 187
  variación diaria de, 186
  v. t. agua(s), oxígeno (en el)
Pangong, 75
parámetros morfológicos y morfométricos importantes de los, 68
páramos andinos, en los, 54
Pepin, 52
perfiles térmicos del, 160, 162, 163, 169
  epilimnion, 160, 162-166, 177, 178, 181, 185-187
  hipolimnion, 160, 162, 163, 165, 166, 181, 186, 190
  mesolimnion, 160
  metalimnion, 160, 162, 172, 187, 188
  termoclina, 160, 162-165, 172, 175, 178
    estacional, 164, 165
    parental, 160, 162, 177
    planar, 160
    secundaria, 177
    superficie, de, 162
    temporal, 160
    tipos de, 160
períodos de mezcla y estratificación de un, 112
pisos frío y páramo, en, 169
Poço Verde, 56
polares, 173, 182
polihúmico(s), 217, 220
polimícticos, 55, 64, 134, 175, 186, 206
  cálidos, 64, 175
    continuos, 177
    discontinuos, 177
  fríos, 55, 169, 175
    continuos, 177
    discontinuos, 177
politróficos, 254
Polonia, de, 244
Pomo, 75
profundidad (de) (en) (los), 67, 111
  salida, de, 113
rasos, 184, 186
regiones boreales, en las, 219
ricos en sustancias húmicas, 151
salinidad de, 19
Saraiva, 207
sedimento(s) en los, 49, 61, 112
Silver, 52
situados a mayor altura a nivel del mar del mundo, 75
soda, 233
Sould, 52
Subang, 162
subtropicales, 159
sulfatos en los, 234
Sumatra, de, 52
Superior, 73
Tahoe, 152, 219
tamaño de los, 50, 51, 67
Tanganica, 50, 52, 71-73, 75, 175
Tangra, 75
Tarajota, 207
tasa de renovación del agua en un, 112
Terinam, 75
tipos de, 175, 176
Titicaca, 11, 50, 52, 72, 170, 175, 228, 248, 334
Toba, 52, 72
trama alimenticia en un, 35
transparencias de los, 152
trópico, en el, 16, 74, 129, 152, 159, 162, 168-170, 172, 173, 175-177, 182, 186, 219, 226, 227, 250, 253, 254, 267, 304, 311
  color(es) de los, 155
  concentración de oxígeno en, 186
  estratificación térmica en los, 168
    piso alpino, 168
    piso cálido o tropical, 168
    piso frío o montano bajo, 168
    piso nival, 168
    piso páramo o montano, 168
    piso templado o premontano, 168
Tupé, 215
turberas, de, 206
turbios, 151, 156, 157
ultraoligotróficos, 254
Valencia, 11, 172, 174, 175, 178, 179
várzeas, de, 65, 66, 95, 96
Victoria, 50, 52, 73
Volcán de Agua, 52
Washington, 153
Windermore, 6
Wisconsin, de, 187, 215
Yamdrok, 75
Ziling, 75
zona(s) (de los), 7
  aeróbica, 247
  afótica, 188, 238
  anaeróbica, 247
  bental, 28, 49, 325

costera *v.* lago(s), zona(s) (de los), ripiaria
eufótica, 238, 246, 250, 279
fótica, 188, 258, 265, 279
limnética, 26, 257, 258, 286, 325
conformación de la, 26
división de la, 26, 27
litoral, 23-26, 36, 49, 187, 308, 325
fuentes de detritos en la, 24
pelágica *v.* lago(s), zona(s) (de los), limnética
profunda de los *v.* lago(s), zona(s) (de los), bental
riparia, 23-27
templada(s), 16, 162, 166, 172-174, 182, 186, 188, 189, 216, 219, 226, 239, 244, 250, 254, 266, 293, 372
estratificación térmica de, 166
trofogénica, 189, 250, 252, 253
trofolítica, 189
zonación en un, 23
compartimento(s) en la, 23, 26-31
v. t. embalse(s); represa(s)
laguna(s), 49, 59, 61, 63, 65, 66, 97
Amazonas, en el, 135
Brasil, en, 237, 238
Camarones, de, 61
Caribe colombiano, en el, 58
Cartagena, de, 61
Chingaza, de, 175, 297
cloruros en las, 236
Costa de Arroyo Grande (Cartagena), en, 60
costeras, 52, 62, 68, 97, 396, 397
definición de, 97
factores de formación de, 59, 61
El Buey, 207
Francisco José de Caldas, 272
Fúquene, 207
Galerazamba, de, 61
Imboacica, 237
Jardín Botánico (Medellín), del, 207
La Cocha, 393, 394
La Tota, 393
Los Tunjos, de, 272
Manaure, en, 58, 62
Negra (Argentina), 58
Negra (Colombia), 52, 155
Pantanal de Mato Grosso, en el, 65
Parque Norte (Medellín), del, 12, 68, 72, 76, 153, 169, 171, 207, 230, 236, 262, 264, 272-276, 306
Petenxil, 11
piso frío y páramo, en, 169
playera, 65
Riohacha, en, 58, 62
San Rafael, 55, 57, 207
termal, 55
Tesca, de, 61
trópico, en el, 175, 384
Verde, 55, 58
ley
Henry, de, 180, 182, 185, 198, 199
Vant'Hoff, de, 186
limnología,
albores de la, 4
Antioquia, en, 13
Austria, en, 5, 6
Bolivia, en, 11
Brasil, en, 8
Centroamérica, en, 10
Checoslovaquia, en, 7
ciencia, como, 4, 5
clásica, 156
Colombia, en, 12
definición de, 3
Dinamarca, en, 6
El Salvador, en, 11
España, en, 7
Europa, en, 4
Finlandia, en, 7
Francia, en, 6
Gran Bretaña, en, 6
Guatemala, en, 11
Hungría, en, 7
Italia, en, 7
México, en, 10
neotrópico, en el, 8
Nicaragua, en, 11
Norteamérica, en, 7
Noruega, en, 6
Perú, en, 11
Polonia, en, 7
República Dominicana, en, 11
Rusia, en, 6
Suecia, en, 6
Surinam, en, 11
trópico, en el, 8
Venezuela, en, 11
Yugoslavia, en, 7
limo, 229
lluvia(s), 21, 33, 77
ácida, 33, 111
precipitaciones de, 77
trópico, en el, 89
longitud(es) de onda, 144, 145, 147-149, 155-157
colores del espectro visible, de los, 145
definición de la, 145
infrarrojas, 144, 145
ultravioletas, 144, 145
luz, 143
espectros de, 145
infrarroja, 144, 147
reflexión de la, 143, 146, 147, 149
solar, penetración de la, 30

v. t. ecosistema(s), acuático(s), factores abióticos de los
ultravioleta, 144, 145, 147, 212

M

macroalgas, 24, 29
macrofita(s), 23-26, 28, 29, 34, 37, 43, 99, 123, 125, 139, 169, 186, 201, 215, 217, 240, 244, 250, 252, 308, 318-320, 323, 325, 328, 331, 336, 350, 355, 356, 366, 368, 390
adaptaciones de las, 315, 316
biomasa de, 311, 318-320, 322
clasificación de las, 309, 310
control (del crecimiento) de las, 321
biológico, 322
preventivo, 323
químico, 322
remoción manual, por, 321
remoción mecánica, por, 321
emergentes, 309, 313, 317, 319, 320
enraizadas, 318
estudios sobre, 308
factores limitantes de las, 318
fauna asociada con las raíces de las, 320, 321
flotantes, 309, 312, 318, 319
malezas, 308, 311
metabolismo del
dióxido de carbono en las, 318
oxígeno en las, 318
nutrientes de las, 318
metabolismo de los, 318
principales grupos de, 308, 310
productividad de las, 319, 320
sumergidas, 309, 311, 316, 318-320
trópico, en el, 308-310, 313, 314, 319, 320
zonas templadas, en, 308, 319
macroinvertebrados, 358, 361
acuáticos, 24, 28, 90, 91, 105, 306, 308, 321
definición de, 324
estudios de los, 324
hábitat (de los),
lóticos, 325
tipos de, 325
métodos de recolección y estudio de los, 338, 339
draga, con, 338
pasivos, 339
placas de madera, con, 339
red de mano, con, 339
red de pantalla, con, 338
red Surber, con, 338
zonas templadas, en las, 324
adaptación(es),
alimenticias de, 331
morfológica (de), 328
plastron, 328
respiración en el agua por los, a la, 328
biomasa producida por, 337
caníbales, 331
carnívoros, 331, 337
depredadores, 331, 337
detritívoros, 331
fauna (de), 325
bentónica, 196, 325, 326, 332, 338, 353, 358, 359
productividad de la, 337
necton, 325, 328
neuston, 325, 327
filo,
Annelida, 334
clase Hirudinea, 334
clase Oligochaeta, 334
Arthropoda, 334
clase Arachnoidea, 337
clase Crustacea, 334
clase Insecta, 335
Coelenterata, 332
Mollusca, 333
clase Bivalvia, 333
clase Gastropoda, 333
Nematomorpha, 333
Platyhelminthes, 333
Porifera, 332
herbívoros, 331
indicadores de la calidad del agua, como, 339, 341-344
método Biological Monitoring Working Party que utiliza *v.* Biological Monitoring Working Party
insectos, 326, 328
adaptados a aguas
calientes, 331
frías, 331
aeropnéusticos, 328, 329
agallas (en), 329
espiraculares, 329
alimentos de los, 331
células de cloruro en, 330
duración de los ciclos de vida en, 327
epitelio de cloruro en, 330
estado de reposo en, 327
hidropnéusticos, 328-330
holometábolos, 336
metamorfosis de los, 326
emergencia en, 326
neotropicales, 331
osmorregulación (en), 329, 330
hiperosmótica, 330
hipoosmótica, 330
mecanismos de, 330

papilas en, 330
períodos de estivación en, 327
potamón, del, 331
respiración (en),
aeropnéustica, 329
cutánea, 329
endofítica, 328
hidropnéustica, 330
ritrón, del, 331
tipos de, según el origen geográfico, 332
neoárticos, 332
paleoantárticos, 332
macróvoros, 331
micróvoros, 331
transición de la vida acuática a la vida terrestre en, 326
magnesio, 33
v. t. agua(s), magnesio en el
manglar(es), 104, 107-110
mantenimiento del, 109
mangle(s), 105-110, 396, 397
bosque de, 107, 110
función de los, 107
mapa batimétrico, 68, 70, 72
materia orgánica, 31, 34, 37, 85, 125, 135, 167, 190, 194, 195, 197, 212, 220, 236, 254, 266, 296, 300, 304, 334, 338, 340, 355, 363, 364, 374, 376, 384
acumulación de, 49, 56, 89, 135, 186, 187, 356, 389, 390
autodepuración de, 37
biodegradable, 190, 391
carbonácea, 190
consumo y mineralización de la, 26
definición de, 37
degradación de la, 37, 194, 198
descomposición de la, 29, 33, 113, 130, 135, 139, 156, 175, 181, 186, 188, 206, 225, 227, 234, 235, 240, 242, 245, 252, 320, 333, 334, 338, 350, 354, 355, 363, 369, 370, 384, 388, 390
disuelta, 212, 238
disuelta y particulada, 37
estabilización biológica de la, 194
mineralización de la, 240, 250, 354
natural, 125, 126
oxidable, 190, 246
oxidación de la, 32, 181, 182, 219, 246, 365, 383
química, 181
oxidada, 355
particulada, 118
fina, 92
gruesa, 92
precipitación de la, 113
presentación de la,
desechos, en los, 181
producción (de), 28, 36, 119, 167, 219, 320
consumo, y, 38
reciclaje rápido de, 129
resistente, 194
retención de, 130
síntesis de, 37, 107, 189
transformación de la, 28, 365
matriz extracelular protectora, 290
meandros, 86, 91
meromixis, 16, 175, 176
biogénica, 175
crenogénica, 176
ectogénica, 176
metabolismo en cortocircuito, 129
metafiton, 121
metano, 32, 43
método de fermentación en tubos múltiples, 377
microalgas, 24
microorganismos, 25, 29, 35, 157, 190, 196, 200, 205, 214, 235, 238, 241, 243, 250, 290, 320, 349, 354, 363-365, 370
agua, en el, 373
desarrollo de los, 370
mesófilos, 370
psicrófilos, 370
quimiolitotróficos, 375
quimioorganotróficos, 375, 376
termófilos, 370
usos de los, 381
mixolimnion, 175
monimolimnion, 175
morfología, 68
morfometría, 68
morfométricos, parámetros *v.* parámetros morfométricos

N

naranja de metilo, 209, 210
necton, 26, 34, 36
neotrópico, 8
neuston, 17, 35, 36
NID *v.* nitrógeno, inorgánico disuelto
nitrógeno, 32, 240
atmosférico, 240, 242, 243, 245
características químicas del, 241
ciclo del, 241-243, 245
elemental, 241
estados de valencia del, 241
fuente principal de, 240
gaseoso, 243, 245, 246
inorgánico disuelto, 26
molecular, 243, 244, 246
orgánico, 243
disuelto, 26
particulado, 26
v. t. agua(s), nitrógeno en el
nivel de compensación, 31
NMP *v.* número, más probable
NOD *v.* nitrógeno, orgánico, disuelto
nomogramas, 185
NOP *v.* nitrógeno, orgánico, particulado
NTU *v.* agua(s), turbiedad (del), unidad nefelométrica de
número,
lago, del, 165
más probable, 377, 378, 380
Reynolds, de, 164
Richardson, de, 164
Wedderburn, de, 164, 165
nutrientes, 33

O

OD *v.* agua(s), oxígeno (en el), disuelto
OPI *v.* índice(s), polución orgánica, de
organismos,
euri, 357
tipo esteno, 357
ostra(s), 387, 390, 395-397
mortalidad de las, 397
ostricultura, 105, 396, 397
canastas colgantes, con, 397
Colombia, en, 396, 397
cultivo de fondo, mediante, 396
sustratos de recolección, mediante, 396
oxígeno, 31, 32, 318
demanda bioquímica de, 167
saturación (de), 34
relativa, 185
v. t. agua(s), oxígeno (en el)

P

pantanos, 104
parámetros morfométricos, 68
dimensiones subsuperficiales, 68, 71
altura sobre el nivel del mar, 74
curva(s) hipsográfica(s), 73, 76
curvas de área-profundidad y volumen-profundidad *v.* morfométricos, parámetros, dimensiones subsuperficiales, curva hipsográfica
índice de desarrollo del volumen, 72, 75
profundidad máxima, 71
profundidad media, 71
profundidad relativa, 71
tiempo de residencia del agua, 73
volumen, 72
dimensiones superficiales, 68, 69
ancho efectivo, 69
ancho máximo, 69
ancho medio, 69
área superficial, 70
área total, 69
Fetch efectivo, 71, 74, 75
índice de desarrollo de la línea costera, 71
longitud máxima, 69
longitud máxima efectiva, 69
perímetro o longitud de la línea costera, 70
peces, 26, 34, 37, 57, 64, 90, 105, 125, 129, 237, 239, 241, 249, 261, 307, 308, 321, 322, 325, 331, 337, 351-353, 356, 388
agua(s), de
calientes, 393
dulce, 243
frías, 393
templadas, 393
alimentación de *v.* peces, alimento de los
alimento de los, 107, 250, 291, 296, 299, 306
envenenamiento de, 107
especies de, 96, 299, 388, 395
herbívoros, 106, 322
importancia económica, de, 291
marinos cartilaginosos, 243
muerte de, 167, 182, 262, 321, 350, 351, 388
ornamentales, 390
selvas tropicales, de las, 389
tropicales, 389
papel de los, 252
planctófagos, 306, 307
pulmonados, 243
Región Andina, en la, 90
zooplanctófagos, 306
películas microbianas *v.* biopelícula
perifítico, ensamble *v.* ensamble, perifítico
perifiton, 25, 26, 43, 89, 91, 92, 105, 106, 118, 121, 289-300, 308, 320, 331
base alimenticia de especies acuáticas, como, 291
componente de los ecosistemas acuáticos, como, 291
composición del, 291
conteo del, 297
definición de, 289
desarrollo del, 291
factores que controlan el, 291
embalses, en los, 299
fijación del, 297
función del, 291
identificación del, 297
indicador de la calidad del, como, 299
métodos de estudio del, 295
sustrato(s) (colonizado por), 295
artificiales, 296, 298
naturales, 295
nutrientes del, 294
organismos asociados al, 291, 292
v. t. algas
pH, 204–211

valores de, 206
aguas naturales, en, 206
lagos, en, 206
PID *v.* fósforo, inorgánico disuelto
pirlimnómetro, 144
piscicultura, 366, 387, 389-391, 393
artesanal, 391
Colombia, en, 393, 395
estudios de, 391
embalses, en, 394
plancton, 16, 26, 28, 34, 36, 105, 119, 125, 130, 144, 155, 239, 297
clasificación del,
según su hábitat, 258
heleoplancton, 258
limnoplancton, 258
tetoplancton, 258
ticoplancton, 258
según su permanencia, 258
euplancton, 258
meroplancton, 258
pseudoplancton, 258
definición de, 257
paradoja del, 260
propiedades del, 278
red, de, 305
plantas, 17, 21, 25, 26, 33, 36, 37, 44, 143, 144, 146, 181, 215, 216, 229, 237, 239, 240, 242-244, 247, 250, 252, 257, 289-291, 294
acuáticas *v.* macrofita(s)
domésticas, 237
enraizadas, 252
litorales, 258
macroscópicas, 289
terrestres, 252
verdes, 143, 234, 235
playones, 104
pleuston, 36
población(es), 38
crecimiento de la(s), 38
tasa de, 39
POD *v.* fósforo, orgánico, disuelto
POP *v.* fósforo, orgánico, particulado
potamología, 3
potencial de hidrogeniones, 204
definición del, 204
v. t. agua(s), potencial de hidrogeniones (del)
potencial de hidrogeniones *v.* pH
PPB *v.* fitoplancton, producción primaria (del), bruta
PPN *v.* fitoplancton, producción primaria (del), neta
presa del embalse Punchiná (Colombia), 61
productores primarios,
fotoautotróficos, 37
quimioautotróficos, 37
protozoos, 34, 35, 38, 212-214, 291, 293, 296, 301, 302, 304, 358, 384
grupos de, 302
ciliados, 302, 304, 307
flagelados, 302, 306
sarcodarios rizópodos *v.* sarcodinos
sarcodinos, 302
prueba presencia-ausencia, 382
pteridófitos, 24

Q

quanta *v.* cuanto(s) de energía
quebrada(s), 77, 80, 86
quimioclino, 175

R

radiación, 143
escalar, 144
fotosintéticamente activa, 144, 145
solar, 144-146
distribución de la, 146
v. t. ecosistema(s), acuático(s), radiación solar en los
superficial, 152
unidades de, 144
radiómetros, 149
razón de aspecto, 160, 165
represa(s), 57, 111
Brokopondo, 11
Do Lobo, 319
El Peñol, 302
Hidroprado, 302
La Fe, 70, 73, 75, 76, 153, 161, 177, 322
v. t. embalse(s), La Fe
problemas creados por la construcción de, 57
salida de materiales de, 123
Santo Amaro, 9
tiempo de vida de una, 121
trópico, en el, 246, 253
zonas de las, 325
v. t. ecosistema(s), leníticos(s); embalse(s); lago(s)
resistencia termal relativa, 159, 160, 164, 169, 171
respiración de nitrato, 246
RFA *v.* radiación, fotosintéticamente activa
riachuelo(s), 77, 78, 80, 86
Bear, 214
río(s), 77, 340
actividad lateral en los, 80, 85
Agano, 351
agua(s) (de)
blancas, 9
claras, 9
calidad fisica y química de los, 89
negras, 9
Amazonas, 8, 10, 43, 52, 65, 69, 77, 78, 80, 87, 91, 92, 94-96, 100-102, 135, 155, 206, 207, 228, 237, 238, 248, 311, 331, 352, 387, 393
fauna del, 96
inundación del, 43
limnología del, 94
tipos de ríos en el, 95
Amur, 78
anchura de los, 88
Andes, en los, 78
Apurimac, 94
área de los, 88
Atrato, 45, 63, 87, 91, 92, 103, 107
biomasa de los, 90
biota acuática de los, 90
Bogotá, 13, 228, 248
Caquetá, 94
carga de materiales suspendidos que transporta el, 85
Caroni, 11
Cauca, 13, 63, 169, 170, 207, 228, 237, 238, 247, 248
clasificación morfológica de los, 80, 83, 84
cloruros en los, 236
color(es) de los, 155
comunidades en los, 83, 89, 90
Congo, 78
continuo, 79, 88, 91, 93, 125
corriente(s) (de los), 78
clases de, 78
descarga de una, 84
aforo de la, 84
intermitentes, 79
interrumpidas, 79
patrones de cauces de las, 85
permanentes, 79
tipos de flujo de la, 83
transporte de materiales en las, 85
velocidad de la, 84
cuenca de drenaje de los, 79, 80, 81
naturaleza fisicoquímica de las aguas de una, 81
tamaño de una, 80
cuenca hidrográfica *v.* río(s), cuenca de drenaje de los
desembocadura de los, al mar, 61
dinámica fluvial de los, 83
extensión de la orilla de los, 88
fauna de macroinvertebrados en los, 90
Ganges, 78
Guatapé, 119, 121
Irrawaddy, 78
Japurá, 94
Jurúa, 94
lecho(s) de los, 78, 81, 83-85, 88, 89
formación de los, 78
naturaleza del, 81
Lena, 78
longitud de los, 88
Madeira, 94
Magdalena, 12, 13, 45, 63, 80, 89, 119, 207, 228, 237, 238, 247, 248
más grandes del mundo, 77, 78
Medellín, 12, 248, 297, 353, 358, 359
MeKong, 78
microcuenca de los, 80
Mississippi, 78
morfología de los, 79
Napo, 94
Nare, 119, 121
Negro, 94
neotrópico, en el, 224, 227
Nilo, 77, 78
Ob, 78
orígenes de los, 78
Orinoco, 11, 78, 80, 293, 331, 393
Paraná, 78
patrones de drenaje de las cuencas de los, 80, 81, 86, 87
peces en los, 90
producción (de los), 91
primaria, 89
profundidad de los, 87
Purús, 94
Putumayo, 94, 331
Ranchería, 88
Rin, 350
Rionegro, 333
Río Grande, 81
Saint Lawrence, 78
San Jorge, 63, 248
sedimento(s) en los, 77, 78, 80, 84, 87, 89, 92, 95, 96
patrones de deposición de, 80, 84
Sena, 350
Sinú, 12, 63, 248
sulfatos en los, 234
Támesis, 350
Tapajós, 94, 100, 101
tipología de los, 80, 82
tipos de sustrato(s) de los, 81, 83, 87
Tocantins, 101, 102
trópico, en el, 135, 156, 227, 238, 311
color(es) de los, 155
v. t. agua(s), lóticas
Vinagre, 78, 79, 206, 207
volumen de los, 88
Wang Ho, 78

Xingú, 94
Yangtze, 78
Yenisei, 78
zona(s) (en los), 363
boscosas tropicales, 78
cálidas, 78
deposición, de, 325
erosión, de, 325
zonificación de los, 90, 91
rotíferos, 301, 302, 304-307
RTR *u.* resistencia termal relativa

S

sapróbica, clasificación, 362
saprobiedad, 363
definición de, 363
niveles de, 362
zonas de, 362
alfamesosapróbica, 362
betamesosapróbica, 362
cataróbica, 362
mesosaprobia, 362
oligosaprobia, 362
polisaprobia, 362
saprobio, 361-363
Secchi,
disco, 150-154, 390
distancia, 149, 151
profundidad, 153, 154
seston, 155, 157, 250, 251
sílice, 34
sólidos disueltos, 19, 33
STD *u.* agua(s), sólido(s) (en el), disueltos, totales
sucesión, 50

T

técnica(s),
membrana de filtración, de, 378, 379, 382
muestreo, de, 26, 29
sustrato definido para determinar coliformes totales y fecales, de, 379
tubos múltiples, de los, 377, 382
termoclino, 4, 7, 112, 133
termodinámica, segunda ley de la, 36
ticoplancton, 121
tripton, 155
turberas, 206, 216, 225, 260, 294, 375
turbidimétrico, 235
turbidímetro de llama, 156

U

UJT *u.* agua(s), turbiedad (del), unidad Jakcson de unidades fotométricas de iluminación, 144

Z

zooglea, 383, 384
zooplancton, 34, 37, 105, 129, 151, 155, 188, 212-215, 230, 250, 251, 279, 285, 298, 301-304, 306-308, 334, 397, 398
adaptación de los, 301
agua dulce, de, 302
estudio(s) del, 302
neotrópico, en el, 302
grupos taxonómicos en el, 302, 303
papel ecológico del, 306
período de vida de los, 301

Imprenta
Universidad de Antioquia

Teléfono: (574) 219 53 30. Telefax: (574) 219 53 32
E-mail: imprenta@quimbaya.udea.edu.co
Se terminó de imprimir en agosto de 2008

La segunda edición de *Fundamentos de limnología neotropical* actualiza y complementa los temas de la edición original haciendo aportes significativos en sus cuatro secciones: *el ecosistema acuático,* con un análisis acerca del origen, estructura y funcionamiento de los lagos, ciénagas, estuarios, ríos y embalses; *las características físicas y químicas del agua,* donde se discute el papel que desempeñan los gases y los iones en ella y la estrecha interdependencia entre la presencia de éstos en el agua y los organismos que generan la productividad en la misma; *la biota acuática y la productividad biológica,* sobre los organismos del bentos, del plancton, del perifiton y plantas acuáticas propias del medio neotropical, además del tema de la bioindicación; *la limnología aplicada a la acuicultura,* que analiza los problemas de contaminación y el uso actual del agua en Latinoamérica.

ISBN: 978-958-714-144-3

Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales